N°H80

N° d'enregistrement C.N.R.S. : A.O.7961

THESE

présentée

A L'UNIVERSITE PAUL SABATIER DE TOULOUSE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

par

Henri LAVILLE

RECHERCHES ECOLOGIQUES SUR LES CHIRONOMIDES (DIPTERA) DES LACS DE MONTAGNE

Deuxième partie

Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du Massif de Néouvielle (Hautes Pyrénées) :
1° Systématique, Ecologie, Phénologie
2° Communautés et Production

Soutenue le 23 Mars 1972 devant la Commission d'Examen

MM.	ANGELIER	Président
	CASSAGNAU	Examinateurs
	BERTHELEMY	
	TSACAS	
	FITTKAU	Examinateur invité

Première partie

Etude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du Massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées)
parue dans Annales de Limnologie t. 4, fasc. 3, 1968, p. 275-324

N° d'enregistrement C.N.R.S. : A.O.7961

THESE

présentée

A L'UNIVERSITE PAUL SABATIER DE TOULOUSE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

par

Henri LAVILLE

RECHERCHES ECOLOGIQUES SUR LES CHIRONOMIDES (DIPTERA) DES LACS DE MONTAGNE

Deuxième partie

Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du Massif de Néouvielle (Hautes Pyrénées) :
1° Systématique, Ecologie, Phénologie
2° Communautés et Production

Soutenue le 23 Mars 1972 devant la Commission d'Examen

MM.	ANGELIER	Président
	CASSAGNAU	Examinateurs
	BERTHELEMY	Examinateurs
	TSACAS	Examinateurs
	FITTKAU	Examinateur invité

Première partie

Etude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du Massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées)
parue dans Annales de Limnologie t. 4, fasc. 3, 1968, p. 275-324

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

ANNALES DE LIMNOLOGIE, t. 7, fasc. 2, 1971, p. 173-332

RECHERCHES SUR LES CHIRONOMIDES [DIPTERA] LACUSTRES DU MASSIF DE NÉOUVIELLE (HAUTES-PYRÉNÉES)

PREMIÈRE PARTIE

SYSTÉMATIQUE, ÉCOLOGIE, PHÉNOLOGIE

par H. LAVILLE[1].

SOMMAIRE

Introduction 175

I. — Etude systématique 177

1. — Méthodes 177
1.1. — Préparation du matériel 177
1.1.1. — Imagos 177
1.1.2. — Nymphes, exuvies nymphales 178
1.1.3. — Larves 179
1.2. — Abréviations et indices utilisés 179

2. — Morphométrie et diagnose des Chironomides récoltés 181
2.1. — *Thienemannimyia northumbrica* 181
2.2. — *Paramerina divisa* et *Zavrelimyia melanura* ... 184
2.3. — *Ablabesmyia longistyla* et *A. monilis* 188
2.4. — *Psectrocladius barbatipes* 190
2.5. — *Chironomus commutatus* 195
2.6. — *Microtendipes britteni* 201
2.7. — *Pentapedilum nubens* 204
2.8. — *Tanytarsus bathophilus* 206
2.9. — *Tanytarsus miriforceps* 211

3. — Résumé 212

II. — Etude faunistique, écologique et biogéographique 213

1. — Liste des stations prospectées 214
1.1. — Abréviations utilisées 214

1. Ce mémoire constitue la deuxième partie d'une Thèse présentée devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse en vue de l'obtention du Doctorat es Sciences naturelles. La bibliographie ainsi que les résumés allemand et anglais paraîtront à la fin de la troisième et dernière partie de cette étude.

Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31-Toulouse.

1.2. — Rappel des caractéristiques physiques et chimiques 215
1.3. — Compléments physico-chimiques 216

2. — Faunistique et répartition 218

2.1. — Tanypodinae 218
2.1.1. — Macropelopiini 218
2.1.2. — Pentaneurini 223
2.2. — Orthocladiinae 233
2.2.1. — Diamesini 233
2.2.2. — Orthocladiini 233
2.2.3. — Metriocnemini 246
2.3. — Chironominae 250
2.3.1. — Chironomini 250
2.3.2. — Tanytarsini 261

3. — Essai de groupements biogéographiques 278
3.1. — Espèce cosmopolite 279
3.2. — Espèces holarctiques 279
3.3. — Espèces paléarctiques 280
3.4. — Conclusions 282

4. — Etude comparée avec la faune des Chironomides lacustres des Alpes et des Carpates 283
4.1. — Les Chironomides des lacs alpins de haute altitude 284
4.1.1. — Analyse qualitative 284
4.1.2. — Influence du facteur thermique 287
4.1.3. — Conclusions 289
4.2. — Les Chironomides des lacs de haute altitude de la chaîne des Carpates 289
4.3. — Composition faunistique des lacs du Néouvielle comparée à celles de deux lacs alpins et d'un lac arctique 290
4.4. — Conclusions et remarques. 292

5. — Résumé et conclusions 293

III. — Etude des émergences de Chironomides 294

1. — Pièges à adultes 294
1.1. — Description 294
1.2. — Mode de fonctionnement 296
1.3. — Fréquence des relevés 296
1.4. — Emplacements des pièges dans les différentes stations 297

2. — Comparaison des imagos et des exuvies nymphales piégées 298

3. — Rapport entre la densité larvaire et la densité des éclosions 301

4. — Comparaison des captures de deux pièges situés à même profondeur 305
4.1. — Cas d'un lac profond : le lac de Port-Bielh .. 305
4.1.1. — Zone « littorale » 305
4.1.2. — Zone « littori-profonde » 306

4.2. — Cas d'un lac peu profond : le Gourg Nère Inférieur II 308
4.3. — Conclusions 311

5. — Phénologie des Chironomides 312
5.1. — Période de vol 314
5.2. — Etude dynamique des émergences 315
5.2.1. — Aspect qualitatif 315
5.2.2. — Aspect quantitatif 319
5.3. — Rôle de la température 319
5.4. — Sex-ratio 325
5.5. — Conclusions 328

6. — Résumé et conclusions 330

INTRODUCTION

Jusqu'à ces dernières années, les Diptères Nématocères de la famille des Chironomidae n'ont été que fort peu étudiés par les entomologistes français. Ils sont pourtant parmi les invertébrés les mieux représentés, en espèces et en individus, du macrobenthos des eaux continentales. Cette désaffection est vraisemblablement due en partie aux difficultés d'ordre linguistique et taxonomique, la plupart des travaux fondamentaux étant rédigés en langue allemande. Par ailleurs, exceptées les récentes et très importantes révisions de Brundin (1956) concernant les imagos de la sous-famille des Orthocladiinae et celles de Fittkau (1962) portant sur les imagos et les nymphes de la sous-famille des Tanypodinae, il n'existe toujours pas d'ouvrage de synthèse permettant à l'écologiste une identification précise et rapide des différents stades relatifs à la sous-famille des Chironomidae, une des mieux représentées dans les milieux lacustres d'Europe moyenne.

Néanmoins, depuis le début du siècle, plusieurs travaux ont été consacrés à l'étude des Chironomides de France.

Les premiers d'entre eux, parus entre 1899 et 1925, sont dus à l'Abbé J. J. Kieffer; le plus souvent dépourvus d'iconographie, ils renferment de nombreuses descriptions d'espèces qui reposent sur les caractères des imagos ♀ et, en conséquence, ne doivent être utilisés qu'avec prudence.

La Faune de France de M. Goetghebuer, publiée entre les années 1923-1932, n'est en fait que l'extrapolation d'une faune de Belgique, d'Angleterre et d'Allemagne, peu d'espèces ayant réellement été capturées sur le territoire français.

Parmi les travaux récents, il faut citer ceux de Gouin (1936, 1937, 1956) en Alsace et Lorraine, de Léger et Dorier (1933) dans les Alpes et celui de Vaillant (1955) qui étudia plus précisément les Chironomides madicoles de France. Soulignons en

particulier les importantes études de SERRA-TOSIO (1964, 1967, 1968, 1970) dans les Alpes, concernant la Tribu des Diamesini inféodée aux eaux courantes froides. Citons également les recherches faunistiques de VERNEAUX dans quelques lacs du Massif Central (1968) et dans une rivière du Jura (1968 a).

BERTRAND (1954 : 265), dans son ouvrage « Les insectes aquatiques d'Europe » est amené à écrire : « on sait fort peu de choses sur la faune chironomidienne des lacs français dont aucune étude méthodologique n'a été entreprise ».

Ceci s'avère particulièrement vrai pour les Pyrénées françaises où NUSSBAUM (1934) a recensé 564 lacs, estimation qui ne nous semble pas exhaustive.

Les récoltes de BERTRAND (1950-1956), confiées à des spécialistes tels que THIENEMANN, WÜLKER et FITTKAU, sont à l'origine de la liste faunistique des Chironomides de cette région, récapitulée dans la *Limnofauna Europaea* (FITTKAU, SCHLEE et REISS 1967). Cette liste compte 30 espèces seulement (4 Tanypodinae, 20 Orthocladiinae et 6 Tanytarsini) sur les 1 523 recensées dans ce catalogue. Il convenait de combler sinon en totalité, tout au moins en partie une si évidente lacune. C'est pourquoi, dans ce travail, nous nous sommes attachés à faire connaître la composition à la fois qualitative et quantitative des Chironomides qui vivent dans les lacs du massif de Néouvielle, une des régions lacustres les plus riches des Pyrénées (BELLOC 1895).

Ces lacs dont l'altitude se situe entre 2 050 m et 2 350 m sont aux confins de la zone subalpine et de la zone alpine. Ils sont représentatifs, tout au moins par leur altitude, de la moitié des lacs dénombrés par NUSSBAUM (loc. cit.) puisque 284 d'entre eux appartiennent à cette zone (85 % des lacs pyrénéens français s'échelonnent entre 1 800 et 2 400 m d'altitude).

La situation du Laboratoire d'Orédon à 1 850 m a guidé notre choix vers l'étude des quatre principaux lacs du vallon d'Estibère qui constitue la plus grande part de la Réserve Naturelle du Néouvielle. En outre, l'implantation, en 1966 et 1969, de deux refuges dans le vallon voisin de l'Oule a permis la prospection de cinq lacs supplémentaires.

La morphométrie de ces lacs et leur physico-chimie, bases de toute étude limnologique, ont été définies dans la première partie de ce travail (CAPBLANCQ et LAVILLE 1968). La plupart, peu profonds ($p < 5$ m) et dont la superficie varie entre 4 100 m^2 (Gourg Nère Inférieure I) et 26 000 m^2 (Gourguet) sont homothermes. Leur situation altitudinale dans la forêt de pin à crochets (*Pinus uncinata*) ou au-dessus permet déjà de les bien caractériser.

Ils s'opposent au lac de Port-Bielh, plus profond (19 m) et plus étendu (16,5 ha), qui est un lac dimictique. Choisi pour

l'étude plus approfondie de sa productivité en raison d'une part de son altitude (2 285 m) qui le situe à l'abri de toute influence humaine, et d'autre part, des conditions extrêmes de milieu (il demeure gelé 7 mois par an), le lac de Port-Bielh laissait présager une simplicité de ses biocénoses, simplicité toute relative comme nous le verrons plus tard.

Il convient enfin de signaler que les Chironomides, tout au moins leurs stades préimaginaux (larves et nymphes) tiennent une part prépondérante tant du point de vue qualitatif que quantitatif dans le benthos des lacs pyrénéens et constituent de ce fait un élément important de la nourriture offerte aux populations de Salmonidae.

I. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

De nombreux travaux limnologiques reposent sur l'étude taxonomique des stades larvaires de Chironomides qui sont rarement identifiables jusqu'à l'espèce (tout au plus jusqu'au genre où au groupe d'espèces). Ces travaux doivent être considérés comme incomplets aussi bien d'un point de vue systématique qu'écologique. Une bonne connaissance morphologique de ce groupe requiert la mise en œuvre des techniques suivantes.

1. — MÉTHODES

1.1. — **Préparation du matériel.**

L'étude des caractères morphologiques des Chironomides nécessite une préparation correcte des échantillons.

Schlee (1966 : 170) a insisté sur les avantages de l'étude de spécimens montés sur lames pour étude microscopique par rapport à celle des spécimens épinglés et conservés à sec. Cet auteur donne d'ailleurs toutes les précisions nécessaires concernant les modes de capture, de conservation et de préparation des imagos, nymphes, exuvies nymphales et larves.

1.1.1. — Imagos.

Après capture au filet entomologique ou au moyen de pièges immergés les imagos sont conservés dans une solution d'alcool à 70°.

Technique de montage :

Les adultes sont placés dans de l'alcool butylique; les antennes, les pattes, les ailes, les palpes labiaux sont détachés sous le micro-

scope binoculaire. La tête, le thorax et l'abdomen sont séparés au moyen d'un fin scalpel (Instrument d'Ophtalmologiste Moria MC 5) pour être éclaircis dans une solution bouillante de KOH à 10 % pendant deux à cinq minutes. Les trois pièces sont ensuite placées successivement dans de l'eau distillée (une légère pression permet alors de chasser les parties internes ramollies), de l'alcool à 95° (3-5 minutes) et de l'alcool butylique (butanol -1), (3-5 minutes). Les différents éléments sont disposés sur deux rangées dans six gouttes d'Euparal selon la répartition suivante : 3 paires de pattes PI, PII, PIII, ailes + antennes, hypopyge dans la rangée supérieure et de gauche à droite; tête, thorax, abdomen dans le même ordre au rang inférieur. L'orientation préférentielle en vue latérale, ventrale ou dorsale est dictée par l'importance taxonomique du caractère à observer, caractère qui varie avec les différentes sous-familles ou tribus.

La préparation de deux individus au moins est souvent nécessaire pour ce qui concerne la chaetotaxie du thorax, notamment chez les Orthocladiinae (soies dorso-médianes visibles le plus souvent en vue latérale, soies dorso-latérales, plus petites en vue dorsale). De même, une vue dorsale et une vue ventrale permettent une meilleure observation de la chaetotaxie de l'abdomen.

L'observation de l'hypopyge ♂ (partie terminale de l'abdomen) requiert une attention toute particulière en raison de l'importance des caractères spécifiques qu'il présente. L'intérêt de la préparation en vue latérale de la pointe anale, notamment dans le genre *Cryptocladopelma,* ainsi que celle de l'appendice interne 2a dont la forme et le nombre de soies terminales sont autant de caractères importants dans la taxonomie de la tribu des Tanytarsini, a été souligné par Reiss (1968 : 185 et 210-211).

Signalons enfin que, pour éviter l'aplatissement par la lamelle couvre-objet des parties les plus épaisses (tête, thorax, abdomen, hypopyge), de petits éclats de lamelle sont disposés de part et d'autre de ces pièces.

1.1.2. — Nymphes, exuvies nymphales.

En écartant les parties situées de part et d'autre de la ligne de suture thoracique, il est possible d'extraire les imagos prêts à éclore de leur exuvie nymphale. Ces dernières sont montées directement dans l'Euparal après passage dans l'alcool absolu : l'abdomen et le céphalo-thorax sont séparés, la face externe de chaque moitié du céphalo-thorax étant en position apicale. Le tergite et le sternite abdominaux peuvent être scindés longitudinalement afin de permettre une meilleure observation de leur chaetotaxie et de leur ornementation respectives.

1.1.3. — Larves.

Elles sont conservées dans une solution de formol à 4 % qui, mieux que l'alcool, préserve les structures fines comme par exemple les organes de Lauterborn de l'antenne.

Les caractères systématiques essentiels se situent dans la capsule céphalique nettement chitinisée. Ses différentes parties sont disséquées dans une goutte d'Euparal au moyen de fines aiguilles montées. Il s'agit, pour la face ventrale, des mandibules et des prémandibules, des maxilles et des palpes maxillaires, du labium avec éventuellement les lames paralabiales. Dorsalement, avec le clypeus, se détachent le labium et l'épipharynx et, séparément, les antennes.

Les tissus internes, essentiellement musculaires, sont enlevés à l'aide des minuties. Le reste du corps, dont les derniers segments abdominaux, les crochets des pseudopodes postérieurs, les papilles anales, les tubercules séricigènes, les tubuli pouvant présenter d'intéressants caractères morphologiques, est placé en position dorsale ou latérale dans une goutte d'Euparal en utilisant de petits supports pour la lamelle couvre-objet.

1.2. — **Abréviations et indices utilisés.**

A l'heure actuelle, il n'existe aucune nomenclature morphologique uniforme pour chacun des trois stades. Dans ce travail, en ce qui concerne le imagos et les exuvies nymphales, nous utilisons la terminologie de Strenzke (1959) pour le genre *Chironomus* et celle de Fittkau (1962) pour la sous-famille des Tanypodinae, reprises par Reiss (1968 : 186-187) dans son étude taxonomique des Chironomides du Lac de Constance (Bodensee).

La définition des principaux indices ou paramètres morphométriques permettant de caractériser les imagos a été revue et précisée par Schlee (1968 : 184-185).

Pour les larves, les indices ou rapports utilisés sont ceux établis par Zavrel et Thienemann (1921 : 660-665), mieux définis plus tard par Zavrel (1936 : 318) à propos des Tanypodinae.

a) Larve (L).

IC = (Index céphalique) = Rapport largeur/longueur;
L/B = Rapport longueur/largeur (Breite);
AR = (Rapport antennaire) = longueur segment basal/longueur segments distaux;
AC = Longueur de l'antenne/longueur de la tête;
PmxR = (Rapport du palpe maxillaire) = longueur segment basal/longueur segment distal (sans soies terminales);
A/M/P/G = Rapport des longueurs Antenne/Mandibule/Palpe maxillaire/Glossa;
A/M = Rapport des longueurs Antenne/Mandibule;

Oa = Organe annelé de l'antenne;
dl = Dent latérale (Lateralzahne) de la mandibule;
da = Dent accessoire (Nebenzahne) de la mandibule;
Pm = Prémandibule;
Pgl = Paraglossa;
tub = Tubuli du XI^{e} segment abdominal (Chironomini);
sa = Soie supra-anale des pseudopodes postérieurs;
sv = Soie ventrale des pseudopodes postérieurs.

b) Nymphe (N).

E = Exuvie nymphale;
Mth = Soies thoraciques médianes;
O-th = Soies thoraciques orales;
LS = Soies filamenteuses latérales des segments abdominaux;
L = Soies latérales non filamenteuses des segments abdominaux.

c) Imago (I).

AR = (*Antennal ratio*, Edwards 1929 : 283) = Rapport de la longueur du 2^{e} à l'avant-dernier segment/dernier segment (Orthocladiinae et Chironominae; Tanypodinae cf. Fittkau 1962 : 79);
dm = Soies dorso-médianes du thorax;
dl = Soies dorso-latérales du thorax;
pa = Soies préalaires du thorax;
sa = Soies supra-alaires du thorax;
sc = Soies du scutellum;
Fe = Fémur;
Ti = Tibia;
Ta_{1-5} = Articles 1 à 5 des tarses;
P_{I}, P_{II}, P_{III} = Patte antérieure, moyenne, postérieure;
LR = (*Leg ratio*, Edwards 1929 : 284) = longueur du métatarse Ta_1/longueur du tibia de P_I;
PR = Longueurs relatives des articles de P_I rapportées à celle du Tibia = 1);
BR = (« Borstenlängenverhältnis », Strenzke 1959 : 5) = longueur de la soie la plus longue du métatarse (Ta_1) par rapport au diamètre minimal de cet article;
BV = $\frac{Fe + Ti + Ta_1}{Ta_2 \text{ à } Ta_5}$ (Pagast, 1947 : 442);
SV = $\frac{Fe + Ti}{Ta_1}$ (Pagast, 1947 : 4442);
C = Nervure costale;
Sc = Nervure sous costale;
R = Nervure radiale (avec ses trois rameaux R_1, R_{2+3} et R_{4+5});
M = Nervure médiane;
Cu = Nervure cubitale (avec ses deux rameaux Cu_1 et Cu_2);
fCu = Fourche cubitale;
An = Nervure anale;
rm = Nervure transversale radio-médiane;
mcu = Nervure transversale médio-cubitale;

VR = (*Venarum ratio*, Fittkau 1954 : 162) = longueur de Cu (avant fCu) / longueur de M (avant rm);
Hyp = Hypopyge ♂;
Clp = Claspette de l'hypopyge ♂ (= anciennement appendice 1);
Pm = Paramères de l'hypopyge ♂ (= anciennement appendice 2);
Pran = (*Processus analis*) pointe anale;
am = Macrochètes médianes du tergite anal;
Co = Coxite (segment basal) de l'hypopyge ♂;
St = Style (segment terminal) de l'hypopyge ♂;
sti = Soies internes du style (nombre donné pour un côté).

2. — MORPHOMÉTRIE ET DIAGNOSE DES CHIRONOMIDES RÉCOLTÉS

2.1. — **Thienemannimyia northumbrica (Edwards).**

Imago ♂ Edwards 1929, p. 291 (tab. XVII, *fig.* 1);
Goethebuer 1936, p. 35 (tab. III, *fig.* 29);
Fittkau 1962, pp. 189-190.

Nous complétons la description de cette espèce en donnant le dessin de l'hypopyge (*fig.* 1a) qui rappelle celui de l'espèce *Thienemannimya festiva* Fittk. figuré par Fittkau (loc. cit., 1962, 170, *fig.* 107). Toutefois le tergite IX porte une rangée de 8 à 15 soies (18 chez *Th. festiva*), à la base du coxite, les lobes dorso-médians, de forme triangulaire, paraissent schématiquement plus équilatéraux que chez *Th. festiva*. Le reste de l'hypopyge est conforme à la description faite par Fittkau de celui de *Th. festiva*.

— Description de la Nymphe.

Sur les 10 espèces du genre *Thienemannimyia*, 4 sont inconnues au stade nymphal : *Th. festiva*, *Th. northumbrica* (Edw.), *Th. tripunctata* (G.), *Th. woodi* (Edw.).

Thorax : corne thoracique (*fig.* 1b) 3,7 fois plus longue que large, aplatie, en forme de massue, rappelant celle de *Th. vitellina* (K.) mais moins rétrécie à sa base et moins arrondie à son extrémité distale. La chambre, assez fortement lobée, débouche à l'extérieur par une zone ovoïde un peu au-dessous de l'extrémité de la corne. Champ thoracique garni d'épines essentiellement dans la partie frontale située en avant de la corne, et également dans sa partie latérale entre les soies Mth_1 et Mth_2 avec des épines moins grosses : Mth_1 est éloigné de Mth_2 de 3 à 4 fois sa longueur; Mth_1 est éloigné de Mth_3 de 3 fois sa longueur; Mth_2 est éloigné de Mth_3 de presque 5 fois (4,8) la longueur de Mth_1.

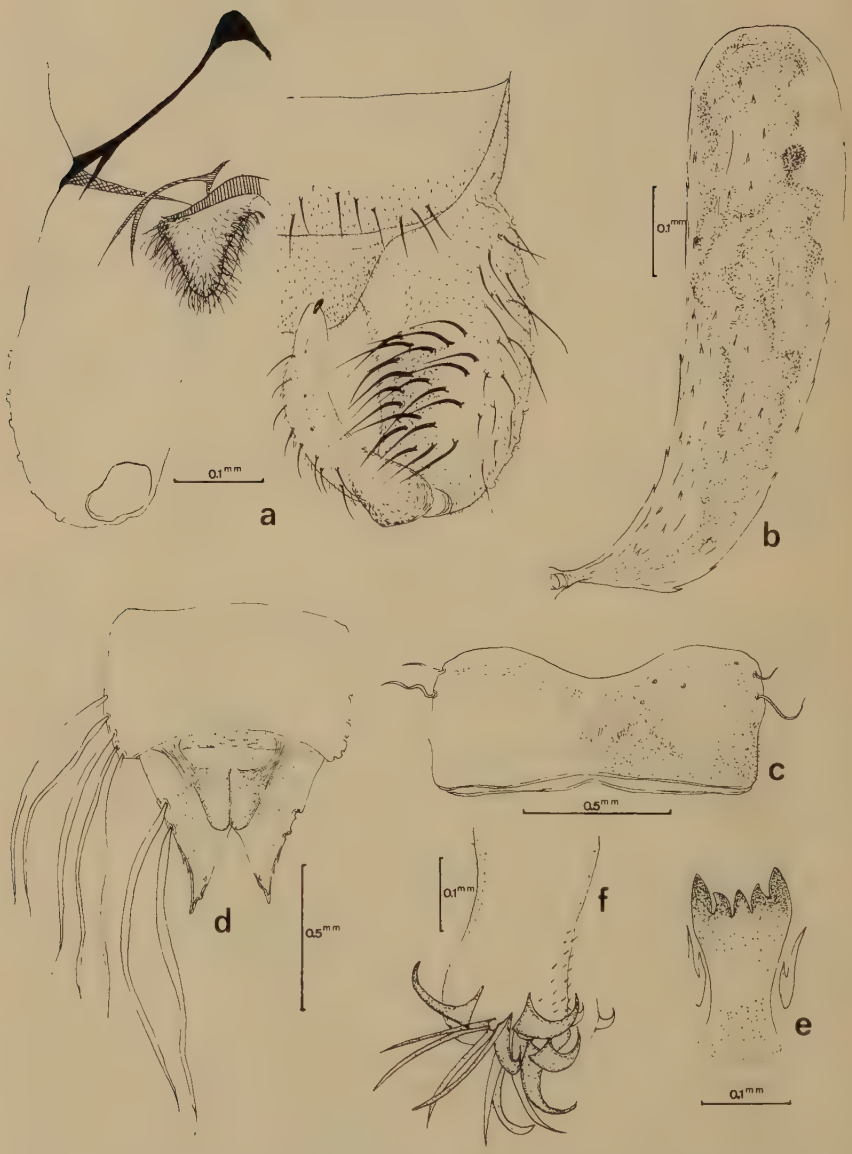


Fig. 1. — *Thienemannimyia northumbrica* : Imago ♂ : a = hypopyge (vue dorsale). Nymphe : b = corne thoracique; c = segment I; d = segment anal. Larve ; e = glossa et paraglossa; f = peudopode postérieur.

Abdomen : Chaetotaxie abdominale. — Segment I avec 2 courtes soies latérales (*fig.* 1c), la soie antérieure longue de 70 μ, la postérieure longue de 140 μ; segments II à VI avec 6 soies LS longues de 300 à 400 μ; segments VII et VIII avec 5 soies LS longues de 400 μ (segment VII) et 700 μ (segment VIII); au segment II, LS_1 à LS_4 occupent la 1/2 antérieure; aux segments III à VI, LS_1 à LS_4 occupent les 2/3 antérieurs; LS_5 et LS_6 sont rapprochées à l'angle anal des segments II-VI; LS_4 du segment VII n'est pas réduite comme chez *Th. northumbrica*. Soies LS du segment VIII concentrées dans la moitié anale. Les 2 soies latérales du segment anal (*fig.* 1d) sont situées au centre de chaque lobe latéral, effilé distalement. Les fourreaux gonopodiaux du ♂ dépassent légèrement le milieu de la nageoire caudale.

D'après cette description le caractère essentiel de la nymphe de *Th. northumbrica* s'avère être la présence au segment I de 2 courtes soies L, ce qui permet de l'insérer dans la clé de détermination des nymphes du genre *Thienemannimyia* (Fittkau 1962 : 177), et de définir à côté des groupes *laeta* et *geijskesi*, un troisième groupe *northumbrica* ne comprenant jusqu'à présent que cette espèce.

1 (4) Mth_1 et Mth_2 sont séparés au moins du double de la longueur de Mth_1. Soies sur la moitié orale du bord de la lame caudale.

2 (3) Segment 1 avec 4 soies LS. Soies LS larges et longues, espacées assez régulièrement l'une de l'autre aux segments II-VI. Soies anales de longueur normale. Extrémité caudale droite .... groupe *laeta : Th. laeta* (Mg.), *Th. lentiginosa* (Fries)

3 (2) Segment 1 avec 2 ou 3 soies LS. Soies LS courtes et étroites. LS_5 et LS_6 rapprochées aux angles des segments II-VI. Extrémité caudale rétrécie en éperon et recourbée ventralement.

a) Segment 1 avec 3 soies LS. Soies de la nageoire caudale très courtes; corne thoracique aplatie, environ 3 fois plus longue que large, légèrement élargie et arrondie distalement .... groupe *geijskesi : Th. geijskesi* (G.)

b) Segment 1 (*fig.* 1 d) avec 2 soies LS, la soie antérieure 2 fois plus courte que la soie postérieure. Soies de la nageoire caudale insérées au centre, de longueur normale. Corne thoracique 3,7 fois plus longue que large, arrondie distalement (*fig.* 1 c) .... groupe *northumbrica : Th. northumbrica* (Edw.)

— Description de la larve.

Selon Fittkau (1962 : 174) la larve du genre *Thienemannimyia* serait proche du type *costalis* défini par Zavrel et Thienemann (1921 : 708-709). Sur les 10 espèces de ce genre, seule la larve de *Th. nortumbrica* a été décrite sommairement par Bryce (1960 :

56) qui a représenté le dernier segment abdominal (*fig.* 9, M), la mandibule (*fig.* 10, P), le labrum (*fig.* 14, O), la glossa et les paraglossa (*fig.* 15, H).

L'étude de cette larve, fréquente dans les lacs froids du Néouvielle (PB, G), nous amène à donner quelques précisions complémentaires concernant sa morphologie.

Longueur = 6,5 - 7 mm; IC = 60 %.

AR = 5,2 - 6. Rapport des 4 segments antennaires = 83-10-2-1; organe annelé au 1/3 antérieur du segment basal. Md effilée distalement portant deux dents latérales peu apparentes et une soie interne courte (12 μ). Glossa à 5 dents (*fig.* 1e). La dent centrale est la plus courte et les deux premières dents latérales ont leur bord externe concave. Elle ressemble tout à fait à la glossa de *Trissopelopia longimana* (Staeg.) représentée par Zavrel (1936 : 319, *fig.* 1c, sub. *Pentaneura hieroglyphica* G.).

A/M/P/G = 110 : 53 : 26 : 36. A/M = 2.

Organe annelé situé au 1/5 antérieur du segment basal du maxillaire.

18 à 20 dents, de part et d'autre de la glossa, forment la partie dorsale de l'hypopharynx ou lamelle discoïdale du labium (Goetghebuer 1927 : 11).

Segments thoraciques et abdominaux garnis de longues soies (250 μ) à la fois latéralement et sur les faces dorsales et ventrales.

Les soies latérales sont ainsi disposées : segment I à la partie antérieure; segment II à IX aux parties antérieures et postérieures; segment X à la partie postérieure; segment XI et XII sans soies latérales apparentes.

Au segment XII (= 9e segment abdominal), bourgeons sétigères 4 fois plus longs que larges (130 μ/35 μ), chitinisés sur la face dorsale, terminés par 7 soies.

Deux longues soies surpra-anales (530 μ) insérées au-dessus des branchies anales qui atteignent les 2/3 de la longueur des pseudopodes.

Les pseudopodes postérieurs (*fig.* 1f) portent 13 à 15 crochets brun clair (70 - 180 μ de haut) et un autre nettement plus court (11 μ), incolore, inséré plus proximalement et ventralement et aussi quelques courtes épines à l'extrémité ventrale. Une soie longue de 250 μ s'insère au 1/3 antéro-ventral du pseudopode.

2.2. — **Paramerina divisa (Walker) et Zavrelimyia melanura (Meigen).**

a) Le genre *Paramerina* récemment créé par Fittkau (1962 : 317) comporte trois espèces européennes : *P. cingulata* (Walk.), *P. divisa* et *P.* spec. Grèce. La larve de *P. cingulata* selon Zavrel-Thienemann 1921 : 679-681 ne se différencie pas de celles du genre

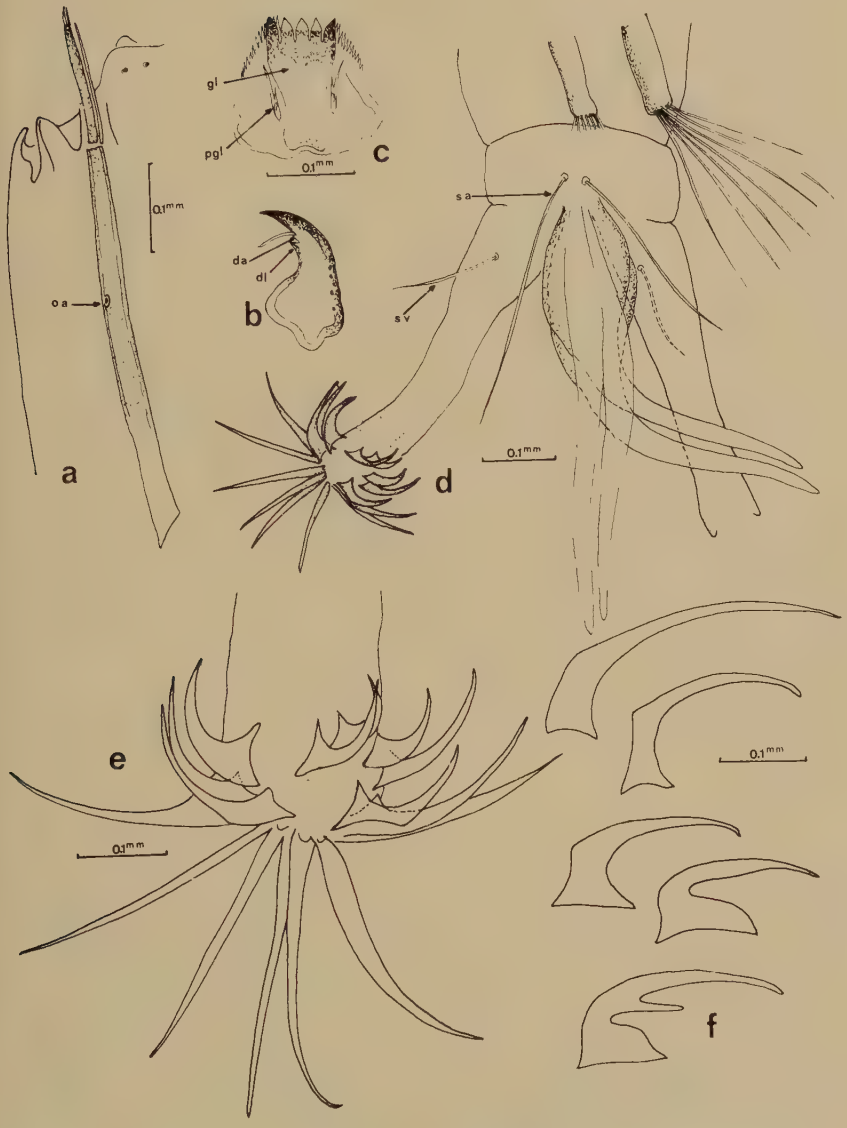


FIG. 2. — *Paramerina divisa :* Larve : a = tête (partie latéro-dorsale) et antenne; b = mandibule; c = hypopharynx; d = segment anal; e = crochets des pseudopodes postérieurs. *Zavrelimyia melanura :* Larve : f = 5 crochets caractéristiques des pseudopodes postérieurs.

Zavrelimyia. La larve de *P. divisa* que nous décrivons est une larve mâture qui provient des Méandres : il s'agit de matériel fixé dans l'alcool et par conséquent ayant perdu sa coloration.

Description de la larve :

Longueur 4 - 4,5 mm (avant la nymphose).

Tête : IC = 51 à 55 % (n = 5) avec deux expansions latérales effilées vers l'avant (*fig.* 2a).

Antenne : atteint la moitié de la longueur de la tête; de couleur brune sauf dans le 1/3 proximal et incolore du segment basal; organe annelé toujours distal par rapport au milieu du segment basal (environ aux 3/8 de celui-ci); AR = 2,9 - 3,1 (n = 5); mandibule avec la dent latérale (dl) et la dent accessoire (da) d'égale importance; soie de la dent de 20 μ environ (*fig.* 2b); 4 empreintes de soies sur le bord externe; labium triangulaire avec deux courtes dents vers le milieu des bords latéraux; lamelle paralabiale ovoïde; palpe maxillaire : segment basal chitinisé, en deux parties : la partie distale (30 μ) trois fois plus longue que large, la partie proximale aussi longue que large (10 - 12 μ); organe annelé au centre du segment basal (parfois légèrement distal); hypopharynx : glossa (*fig.* 2c) avec 5 dents semblables de même hauteur, brunes dans leur partie distale; les 3 dents médianes sont légèrement décolorées à leur extrémité; paraglossa jaunes, à bords parallèles avec deux dents effilées dont la plus externe est la plus longue; une rangée de 14 à 15 dents de part et d'autre constitue la partie dorsale de l'hypopharynx (peigne de l'hypopharynx).

A/M/P/G = 45 : 10 : 6 : 11. A/M = 4.

Abdomen sans soies natatoires. Les appendices sétigères du segment IX sont trois fois plus longs que larges, légèrement chitinisés sur la face dorsale et terminés par 7 longues soies; 2 soies SA longues de 230 μ environ. Les deux paires de branchies anales, dont les inférieures sont renflées à la base, atteignent au moins les 3/4 de la longueur des pseudopodes ou parfois même sont légèrement plus longues.

Les pseudopodes postérieurs (*fig.* 2e) sont armés d'une double rangée de crochets jaunes, 8 longs, très effilés et à peine arqués, 8 courts et recourbés dont l'un se différencie des autres par un bord externe anguleux (*fig.* 2e). Une soie SV, longue de 90 μ, s'insère au 1/3 antérieur du peudopode qui porte également sur cette face quelques rangées transversales de courtes épines en avant des crochets. Une différence notable avec le genre *Zavrelimyia* concerne l'absence de crochets bifides aux pseudopodes postérieurs.

Taxonomie :

La larve de *P. cingulata* décrite par Zavrel-Thienemann (1921 : 679-681) sub. *Pelopia setigera* K., sub. *Pelopia humilis* K., sub. *Pelopia tetrasema* K., selon la synonymie établie par Fittkau (1962 : 330) est classée dans le groupe *nigropunctata* ou groupe *tetrasticta* de Lenz (1936 : 68 et 7677). Ce groupe est caractérisé essentiellement par la présence d'un crochet bifide à chaque pseudopode postérieur, un AR = 3 - 3,3, et un bord de la glossa droit avec des dents d'égale longueur. Les larves du genre *Zavrelimyia* se rangent également dans ce groupe. L'absence de crochet bifide aux pseudopodes de la larve de *P. divisa* la différencie du groupe *tetrasticta*. Elle partage d'ailleurs ce caractère avec la larve d'une *Paramerina* néarctique : *P. anomala*, récemment décrite par Beck and Beck (1969 : 344), chez laquelle tous les crochets des pseudopodes postérieurs sont simples. Ce caractère pourrait donc être un caractère générique et paraît reposer la position systématique de *P. cingulata* si la description de Zavrel-Thienemann est confirmée.

b) La larve de *Zavrelimyia melanura* est décrite par Zavrel-Thienemann (1921 : 674-686), selon la synonymie établie pour la nymphe par Fittkau (1962 : 308), sub. *Pelopia albipennis* Kieff., sub. *Pelopia tetrasticta* Kieff., sub. *Pelopia glabriforceps* Kieff., sub. *Pelopia ensigera* Kieff.

Nous donnons une description plus complète de cette larve, d'après des individus mâtures récoltés au lac de Port-Bielh, afin d'établir un parallèle entre les principaux caractères des deux espèces *P. divisa* et *Z. melanura* et de mettre en évidence leurs principales différences.

Description de la larve :

Longueur : 7 - 8 mm. L/B = 1,8; IC = 0,5 - 0,55; AR = 3,2 - 3,6; A/M/P/G = 33 : 10 : 4 : 8.

Antenne de la demi longueur de la tête, brune avec le segment basal éclairci dans son tiers proximal; organe annelé légèrement avant le milieu du segment basal.

Hypopharynx : glossa avec 5 dents semblables; paraglossa effilées; 11 à 13 dents au peigne.

Papilles anales de la demi longueur des pseudopodes postérieurs. Appendices sétigères très chitinisés dorsalement, 5 fois plus longs que larges; soies SA longues de 500 μ. Pseudopodes postérieurs avec une double rangée de crochets dont un bifide, un à angle droit et deux (parfois 3) à bord externe anguleux (*fig.* 2f); deux à trois rangs d'épines sur la face ventrale des pseudopodes; une soie SV, longue de plus de 300 μ, insérée au 1/8 antéro-ventral du pseudopode, atteignant environ les 2/3 de leur longueur.

Comparaison de la larve de *Paramerina divisa* avec celle de *Zavrelimyia melanura*.

	Paramerina divisa	*Zavrelimyia melanura*
L	4-4,5 mm	7-8 mm
AR	2,9-3,1	3,2-3,6
A/M/P/G	41/10/6/11	33/10/4/8
A/M	4	3,3
Appendice sétigère	3 fois plus long que large; peu chitinisé dorsalement.	5 fois plus que large; très chitinisé dorsalement.
Papilles anales	Les 2 inférieures renflées à la base puis effilées; Les 2 supérieures tubuleuses et effilées; atteignent les 3/4 de la longueur des pseudopodes.	Les 4 tubuleuses et effilées; atteignent la 1/2 de la longueur des pseudopodes
Soies sa du pseudopode	Courtes (230 μ)	Longues (500 μ).
Soies sv du pseudopode	Longues de 90 μ; insérées au 1/3 antérieur.	Longues de 300 μ; insérées au 1/8^e antérieur.
Crochets des pseudopodes postérieurs	Deux rangées dont 8 longs effilés et 8 courts et plus recourbés; un avec un bord externe formant une arête vive (*fig.* 2 e).	16 dont un court et trapu porte une fine dent latérale, un trapu à angle droit, deux parfois trois plus allongés à bord externe formant une arête vive (*fig.* 2 f).

De nettes différences apparaissent entre ces deux formes larvaires, notamment au niveau des crochets des pseudopodes postérieurs. Mais il n'est pas encore possible de les considérer comme des caractères génériques tant que la larve de *P. cingulata* n'est pas isolée avec sûreté.

2.3. — Les larves de Ablabesmyia longistyla Fittkau et Ablabesmyia monilis (Linné).

La larve d'*A. monilis* a été maintes fois décrite (Hennig 1950 : 241). Une description complète en a été donnée par Zavrel-Thienemann 1921 (697-702, sub. *Pelopia monilis* L.) qui signalent un palpe maxillaire avec un segment basal normalement biparti, ou secondairement formé de 3 ou 4 articles, fortement chitinisés, qu'ils représentent sur la figure 15.

Dans la révision de la sous-famille des Tanypodinae, Fittkau (1962 : 416 ff.) différencie aux stades imaginal et nymphal trois espèces européennes appartenant au genre *Ablabesmyia : A phatta* (Egg.), *A. monilis*, *A. longistyla*.

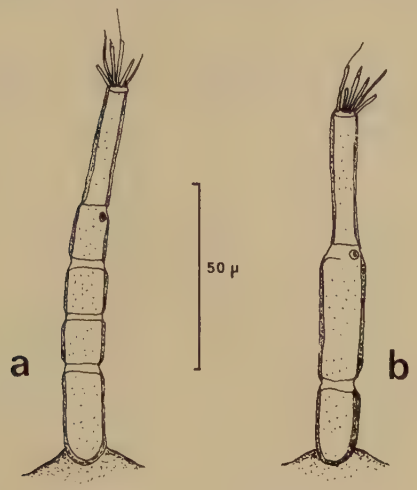


FIG. 3. — *Palpe maxillaire* : a (*Ablabesmyia longistyla*); b (*Ablabesmyia monilis*).

L'étude de nos récoltes où figurent à la fois les deux dernières espèces nous a permis de constater que chaque palpe maxillaire correspond en fait à une espèce; la larve de *A. monilis* possède un segment basal biparti (*fig.* 3b); celle de *A. longistyla* un segment basal quadriparti (*fig.* 3a).

Les deux larves possèdent les caractères généraux du genre définis par FITTKAU (loc. cit. : 418). Elles ont en commun les caractères suivants : IC = 0,57 - 0,60. Oa situé aux 2/5 distaux de l'article basal de l'antenne. Epipharynx avec 17 - 20 dents. 13 - 16 crochets, sur un rang, aux pseudopodes postérieurs dont 2 brun à brun foncé, les autres incolores (le crochet brun le plus long est aussi le moins coloré). Branchies anales de la 1/2 longueur des pseudopodes postérieurs. Bourgeons sétigères 3,5 à 4 fois plus longs que larges, chitinisés dorsalement et terminés par 7 longues soies. La mandibule, le labium, l'épipharynx, la glossa avec ses 5 dents brun foncé dont la centrale est la plus courte sont conformes à la description de ZAVREL-THIENEMANN (loc. cit.).

Ces deux espèces peuvent toutefois se différencier au niveau du rapport antennaire (AR), du palpe maxillaire et de son rapport PmxR que nous définissons ainsi :

$$\text{PmxR} = \frac{\text{Longueur du segment basal}}{\text{Longueur du 2}^{e}\text{ segment (sans les soies terminales)}}$$

A. monilis :	*A. longistyla* :
AR = 4,6 - 5,2 (n = 10) m = 5	AR = 4 - 4,5 (n = 8) m = 4,25
PmxR = 1,4 - 1,7 (n = 10)	PmxR = 1,9 - 2,1 (n = 10)

Discussion :

— La larve décrite par Bryce (1960 : 55) et appelée *A. monilis,* doit avec son palpe annelé être rapportée à *A. longistyla,* à moins que la larve de la 3e espèce du genre, *A. phatta,* non encore décrite (Fittkau, loc. cit. : 434) ne présente la même particularité.

— Le caractère annelé du segment basal du palpe maxillaire se retrouve également chez les espèces néarctiques du genre *Ablabesmyia* de Floride (Beck et Beck 1966 : 370-377; *pl.* 11, 13 et 14) qui peuvent présenter 2, 3, 4 ou 5 parties à ce segment ce qui est un caractère spécifique important de différenciation.

— Si l'on se réfère à la description des nymphes, il apparaît que Zavrel et Thienemann (loc. cit. : 700-701) ont eu dans leur matériel les trois espèces européennes actuelles. En effet, il est probable que la larve typique du groupe *monilis* et la nymphe décrites sous le nom de *Pelopia monilis* var. a (identique à celle du Laacher See et de la Weinfelder Maar) correspondent de ce fait à *A. phatta.* Dans ces conditions le segment basal du palpe maxillaire à 4 articles serait un caractère spécifique de *A. longistyla.*

2.4. — **Psectrocladius barbatipes Kieffer.**

Imago ♂ : Kieffer (1923 : 144),
Goetghebuer (1932 : 64),
Goetghebuer (1940-1950 : 151).

Nous complétons la description de l'imago ♂ faite par Kieffer et reprise par Goetghebuer (Faune de France 1932 et in Lindner 1940-1950) ; cette espèce est caractérisée essentiellement par l'absence de pointe anale à l'hypopyge.

Nous notons au passage les différences constatées avec l'holotype provenant de la région de Trebitsch en Bohême.

Longueur = 4 - 4,4 mm (n = 10).

Coloration (dans l'alcool) : Tête, thorax, tergites abdominaux bruns, bord postérieur des tergites V-VII plus clair. Bandes mésothoraciques, scutellum, postnotum, mésosternum et mésopleures brun plus foncé. Antenne, palpes labiaux et pattes brun à brun clair. Hanche, trochanter et 5e tarses plus foncés. Balanciers clairs à tige brun clair.

Tête : Antenne à 14 articles; AR = 2,1 - 2,3 (n = 8) ; panache antennaire bien développé à soies claires de 650 μ de longueur moyenne; 2e article avec 1 seul verticille, articles 3 à 13 le plus souvent plus larges que hauts, avec deux verticilles, et parfois comme dans l'holotype les segments 9 à 13 progressivement plus

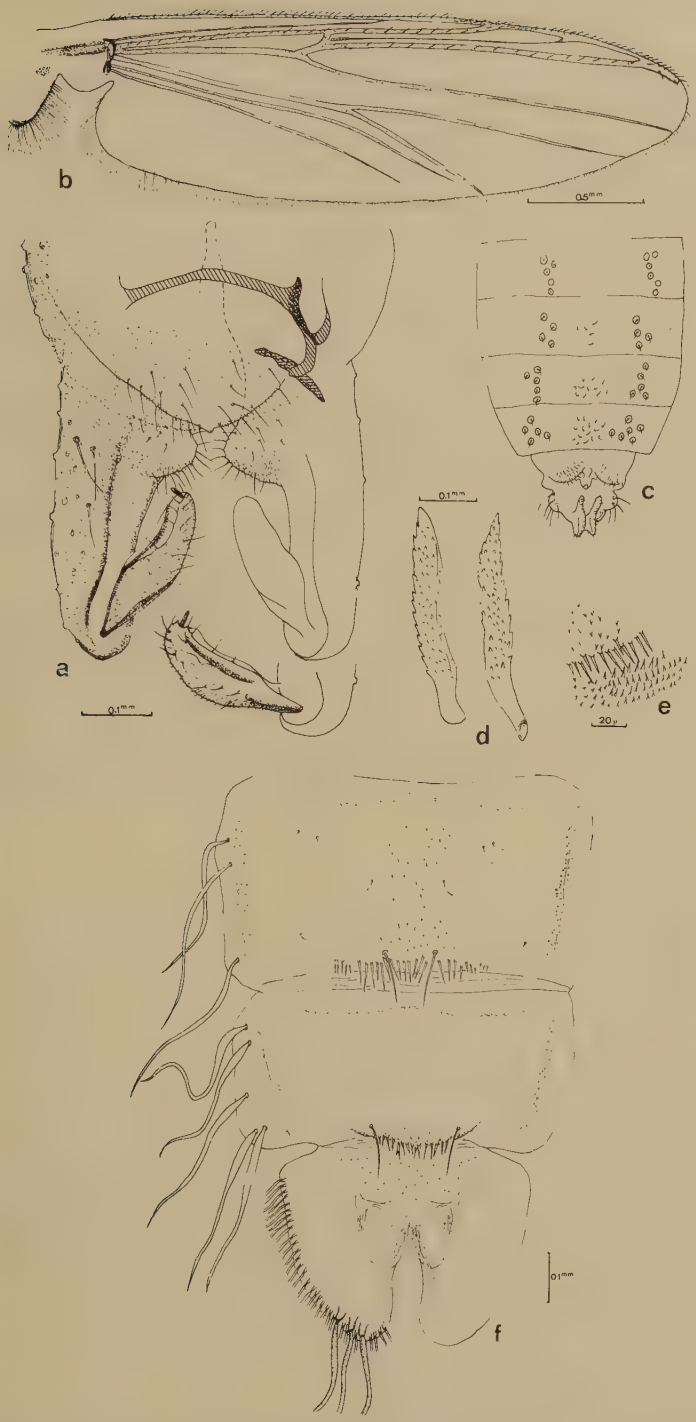


FIG. 4. — *Psectrocladius barbatipes* : Imago ♂ : a = hypopyge (vue dorsale); Imago ♀ : b = aile; c = sternites abdominaux V à VIII. Nymphe : d = cornes thoraciques; e = pedes spurii A; f = tergites abdominaux VII à IX.

hauts (le 13e étant aussi haut que large). Yeux nus non prolongés dorsalement. Vertex avec 9-10 soies de part et d'autre atteignant la ligne médiane de la tête. Clypeus garni d'une trentaine de soies. Longueur en μ, des articles 1-4 des palpes (n = 4) : 75-100-100-125.

Thorax : Pronotum bien développé avec 10-12 soies latérales; lobes largement séparés antérieurement. Mésonotum avec 22 soies dl, les 5 antérieures sur un rang, les suivantes disposées sur deux rangs; 6 soies dm de 30 à 50 μ de long, claires et insérées à l'avant du mésonotum: 5-7 soies pa sur une rangée.

Aile : (L = 2,6 mm), finement ponctuée, sans macrotriches, à lobe anal proéminent vers l'arrière; squama garnie de 32-36 soies longues de 150 μ environ, 5 ou 6 d'entre elles disposées en arrière sur une deuxième rangée dans la partie basale. 9-11 soies sur la nervure radiale r; la nervure costale c dépasse $r_4 + r_5$ de la 1/2 longueur de rm. VR = 0,84.

Pattes à tarses antérieurs légèrement barbus $BR_{ta3} = 3$; $BR_{ta2} = 3$ (= 4 d'après Kieffer). Tibia de P_I avec un éperon droit, long de 2 fois la largeur de la partie médiane du tibia; éperon interne de P_{II} 3 fois plus long que l'éperon externe; éperon interne de P_{III} 4 fois plus long que l'éperon externe. Tibia postérieur avec un peigne et un éperon interne en forme d'S. Ta_5 aplatis dorso-ventralement; grosses pulvilles atteignant 2/3 de la longueur des crochets.

Longueurs en μ des différents articles des pattes.

♂	Fe	Ti	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5	LR	BV	SV
P_I	890	1015	748	530	360	230	140	0,73	2,10	2,45
P_{II}	940	1120	520	280	180	140	120	0,46	3,58	3,96
P_{III}	1070	1260	760	460	340	180	140	0,60	2,76	3,06

Hypopyge (*fig.* 4a) sans véritable pointe anale, le tergite IX terminé par un très petit tubercule à son emplacement; de part et d'autre 11 à 14 soies longues de 30 μ. Article basal progressivement effilé avec un lobe interne arrondi, approximativement inséré en son milieu. Article terminal ou style droit, sans caractère particulier, terminé par une griffe (15 μ) encadrée par 2 soies (12-15 μ) et 3 soies proximales insérées sur son bord supérieur.

Imago ♀ : Longueur = 2,9 - 3,8 mm (n = 10).

Coloration (dans l'alcool) : jaune clair; bandes mésothoraciques, 3/4 distaux du postnotum, mésosternum, hanches brun foncé; pattes (sauf fémurs), palpes labiaux, vertex, 6e segment anten-

naire, 3/4 antérieurs des tergites abdominaux II - VIII, sternite anal brun clair.

Tête : Antenne à 6 articles; 2e article avec deux verticilles de soies, deux fois plus long (100 μ) que les articles 3-5 avec un verticille de soies de 70 à 85 μ. Le dernier article, long de 90 μ porte à son extrémité une soie de 40 μ. Longueur des articles 2-6 (en μ) : 99, 49, 49, 49, 92. Yeux nus. Vertex avec 17 soies de part et d'autre; clypeus avec 32 soies. Longueur (en μ) des articles 1-4 des palpes labiaux : 67, 110, 80, 145.

Thorax : Pronotum avec 12 soies latérales comme chez le ♂. Mésonotum avec antérieurement 3 soies dm et 25 soies dl dont les 5 antérieures sont unisériées et les 20 postérieures sont bisériées; 4 à 6 soies pa sur une rangée; scutellum avec 10-11 soies sc sur un seul rang.

Aile (*fig.* 4b), L = 2,5 - 2,8 mm (n = 10), finement ponctuée, sans macrotriches; lobe anal non proéminent à angle droit; squama avec 32-35 soies sur un rang et 2 ou 3 soies décalées vers l'intérieur; 16-20 soies sur R, 11-12 soies sur R_1, 17-24 soies sur R_4+_5, 13-23 soies sur C où débouche R_1 et un peu en arrière. VR = 0.89.

Pattes : Eperons externes des Ti_{II} et Ti_{III} atteignant 1/3 de la longueur des éperons internes; deux éperons de 35 μ aux extrémités de Ta_1 et Ta_2 de P_{II} et P_{III}. Soies des tarses moins développées que chez le ♂ : BR Ta_3 = 2,6 - 2,7.

♀	Fe	Ti	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5	LR	BV	SV
P_I	760	890	620	360	250	180	120	0,69	2,49	2,66
P_{II}	800	940	430	270	200	120	110	0,46	3,10	4,04
P_{III}	780	1100	620	360	280	160	120	0,56	2,82	3,03

Abdomen : sternites I et II sans soies; sternites III à VII garnis de part et d'autre de 4 à 6 soies; sternites V à VII (*fig.* 4c) avec respectivement 5, 11, 16 soies médianes.

Nymphe : description d'après 10 exuvies provenant du Gourg Nère Inférieur II.

Longueur 5 - 5,5 mm (n = 10).

Exuvie nymphale incolore; partie dorsale du thorax, corne thoracique et bourrelet anal du tergite II bruns.

Thorax : extrémité distale des lobes frontaux grenée, sans soie ventrale à leur base. Corne thoracique (*fig.* 4d) tubulaire, longue de 340 à 390 μ sur 40 à 50 μ de large, effilée à l'extrémité et garnie d'écailles sur les 3/4 distaux. 4 soies Mth; 7 soies Oth.

Abdomen : tergite II avec un mamelon occupant le 1/4 du bord anal avec de très nombreux crochets. Bord dorso-anal des tergites

III à VIII avec un rang d'épines jaunes dirigées vers l'arrière : au tergite II ces épines sont courtes; elles s'allongent et se multiplient à partir du tergite IV pour atteindre leur longueur maxima (50 - 60 μ) et leur plus grand nombre (27 à 32) au tergite VI. Leur nombre décroît ensuite aux tergites VII (24) et VIII (16) (*fig.* 4f) ainsi que leur taille. A partir du tergite VI ces épines recouvrent le bord oral du segment suivant. Ces épines très aiguës peuvent parfois apparaître bi- ou trifides aux tergites VII et VIII. Tergites III à VIII avec un chagrin de fines spinules, surtout au centre. Membranes intersegmentaires des segments III-IV à VI-VII garnies de petites épines dont la pointe est dirigée vers l'avant. Étuis gonopodiaux du ♂ atteignant les 3/4 de la longeur des lobes sétigères.

Chaetotaxie latérale : segment I : 2 courtes soies (12 μ et 36 μ) à l'angle antérieur; segment II à VI : 2 soies antérieures de 75 μ et une soie postérieure de 45 μ; segment VII avec 4 soies LS de 250 μ; segment VIII avec 5 soies LS de 320 μ; segment VIII avec 5 soies LS de 320 μ. Chaque lobe anal avec 36 - 43 soies et 3 soies plus chitinisées, recourbées à leur extrémité, et plus longues (500 - 550 μ).

Chaetotaxie dorsale : 2×3 soies au tergite I; 2×5 soies aux tergites II à VII; 2×1 soies au tergite VIII.

Soie en bordure de la rangée dorso-anale d'épines nettement plus forte que les autres.

Chaetotaxie ventrale : 2×2 soies sur le sternite I; 2×4 soies sur les sternites II - VII; 0 soie sur le sternite VIII.

Pedes spurii A du type de ceux de *Psectrocladius octomaculatus* Wülker (Wülker 1956 : 18, *fig.* 6b) aux angles postérieurs du sternite IV avec 10 longues épines de 15 à20 μ (*fig.* 4e), du sternite V avec 8 - 9 longues épines et du sternite VI avec seulement 5 longues épines.

Taxonomie.

Cette nymphe correspond à la description succincte de la nymphe appelée *Psectrocladius* sp. « *connectens* » par Thienemann (1939 : 3 - 4) et récoltée en Laponie suédoise (près d'Abisko) et dans un lac des Alpes de Haute-Bavière, le Sprillensee am Eibsee (973 m). Cependant, la corne thoracique semblable selon Thienemann à celle de *Psectrocadius platypus* Edw. c'est-à-dire émoussée distalement et avec peu d'écailles diffère quelque peu de celle (*fig.* 4d) pointue à son extrémité et plus écailleuse, que nous venons de décrire.

Cette nymphe présente des caractères intermédiaires entre ceux du groupe *psilopterus* et ceux du groupe *dilatatus* définis par Thienemann (1933 : 25) et ceux qui correspondent actuellement, le premier au sous-genre *Psectrocladius* s. str. et le deuxième au sous-

genre *Allopsectrocadius* (Wülker 1956 : 12). Elle s'individualise notamment par l'absence de plaques épineuses dans la partie médiane des tergites abdominaux et par la présence à chaque lobe anal d'une frange de soies filamenteuses et de trois soies plus longues et plus chitinisées. Ces caractères de la nymphe dont nous récapitulons les plus apparents sur le tableau ci-dessous, nous incitent à créer pour l'espèce *Psectrocladius barbatipes* un troisième sous-genre *Mesopsectrocladius* au sein du genre *Psectrocladius*.

Nymphes	*Psectrocladius* s.s.	*Allopsectrocladius*	*Mesopsectrocladius*
Soies ventrales aux lobes thoraciques	—	+	—
Plaques d'épines dm	+	—	—
Longues épines dorso-anales .	—	+	+
Lobe anal avec frange de soies et 3 soies plus chitinisés ...	+	—	+
Soies LS des segments IV-VIII	0, 0, (4), 4, 5	3, 4, 4, 4, 5	0, 0, 0, 4, 5

Au stade imaginal, l'absence de pointe anale à l'hypopyge s'avère le caractère essentiel pour différencier *Ps. barbatipes* des autres espèces du genre.

La présence d'un 5e tarse (Ta_5) aplati dorso-ventralement est un caractère plésiomorphe que possèdent également trois représentants du sous-groupe *Allopsectrocadius* : *Ps. dilatatus* v. d. W., *Ps. obvius* Walk., et *Ps. platypus* Edw. Mais la présence sur le tibia moyen de *Ps. barbatipes* d'un éperon externe atteignant le 1/3 de la longueur de l'éperon interne, permet de le distinguer de *Ps. dilatatus* et *Ps. obvius* dont les éperons du Ti_{II} sont de même longueur et de *Ps. platypus* qui ne possède qu'un seul éperon (l'éperon externe étant absent ou très petit).

2.5. — **Chironomus commutatus Strenzke (in Keyl 1960).**

Diagnose cytologique : la mise en évidence de 3 chromosomes, nombre inhabituel chez le genre *Chironomus*, dans le caryotype des glandes salivaires de la larve, a permis à Keyl (1960 : 193; Pl. 8) d'isoler *Chironomus commutatus* au sein du genre *Chironomus*. Les espèces de ce genre dont on connaît la formule chro-

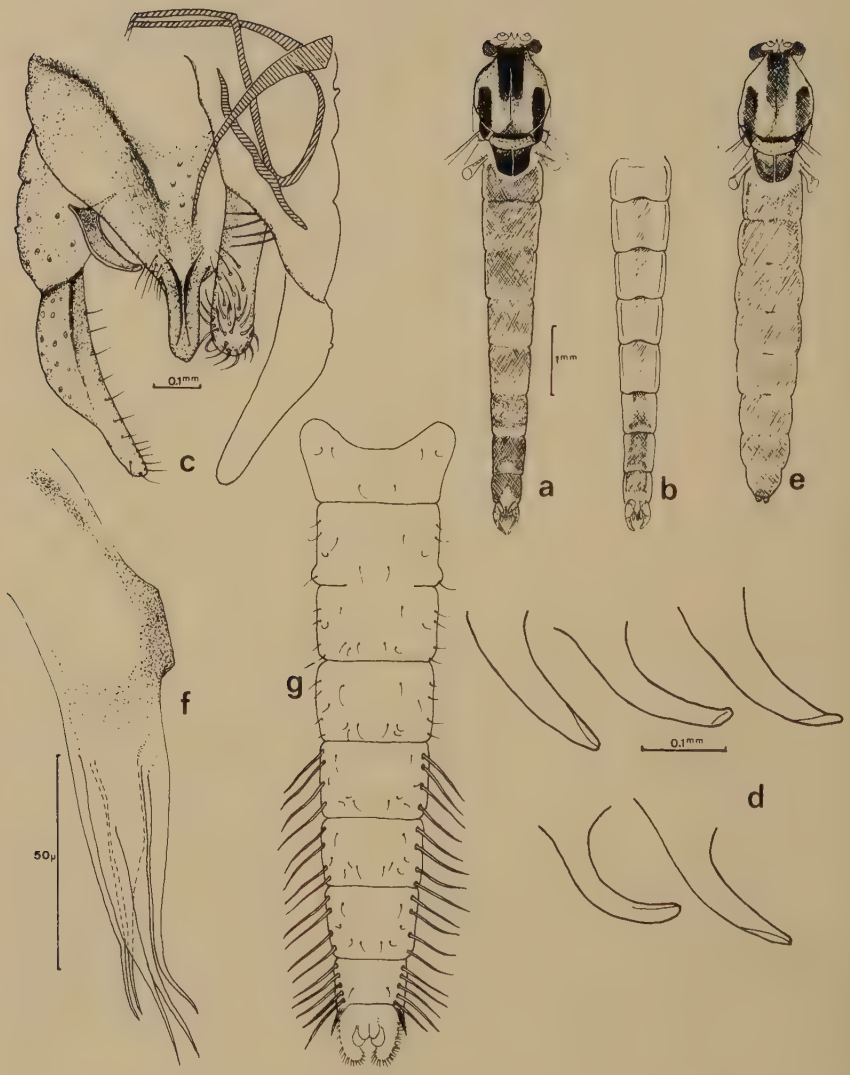


Fig. 5. — *Chironomus commutatus* : Imago ♂ : a = vue dorsale; b = vue ventrale; c = hypopyge (vue dorsale); d = variation de forme des « claspettes ». Imago ♀ : e = vue dorsale. Nymphe : f = Éperon anal du segment VIII; g = chaetotaxie dorsale et latérale de l'abdomen.

mosomique possèdent toutes en effet 4 chromosomes dans leur noyau. La description morphométrique de l'imago ♂ annoncée par KEYL et devant faire l'objet d'un travail complémentaire de STRENZKE n'est jamais parue. Aussi en donnons-nous une première description que nous complétons par celle de l'imago ♀ et des stades préimaginaux de la population de la zone littori-profonde du lac de Port-Bielh.

Pour les caractères morphologiques des imagos nous utilisons la terminologie et les abréviations définies par STRENZKE (1960 : 3-8).

Nous donnons entre parenthèses, lorsqu'elles diffèrent, les caractéristiques biométriques des imagos ♂ et ♀ d'une population alpine du Bodensee (leg REISS).

Imago ♂ (*fig.* 5a), L : 6,7 - 7 mm (8 mm).

Tête et thorax bruns. Bandes mésonotales brun noir irrisées de blanc. Ligne médiane brun foncé. Champ préscutellaire triangulaire brun clair. Postnotum entièrement brun foncé. Scutellum légèrement éclairci et bordé antérieurement par une étroite bande plus sombre. Mesosternum entièrement brun foncé. Chaetotaxie du thorax : dm = 18 (21), dl = 32, pa = 5-6 (7), sa = 1, sc = 33 (28) sur 2 rangs.

Longueur de l'aile : 4,5-5 mm (4,7 mm). Haltères avec l'extrémité blanche. Pattes brunes. PR : Fe = 1,11, Ta_1 = 1,46, Ta_2 = 0,78 (0,77), Ta_3 = 0,54, Ta_4 = 0,47, Ta_5 = 0,21 (0,22). LR = 1,46. BR = 2,8-3,3 (2-2,8).

Abdomen : tergites brun foncé; bord postérieur des tergites II-V légèrement plus clair; bord anal du tergite VI et bord médio-anal des tergites VII-VIII nettement plus clairs. Sternites (*fig.* 5b) brun clair; bande brun foncé occupant le 1/3 médian des sternites II-V et progressivement élargie aux sternites VI-VIII.

Hypopyge (*fig.* 5c), Clp = type E (*fig.* 5d) brun, progressivement effilé et recourbé à son extrémité : la figure 5d montre les variations de forme de cet appendice. Appendice 1a avec 4-5 longues soies. Pm à bords parallèles et extrémité arrondie, garnis de soies sur leur moitié distale. Soies am du tergite anal = 2,85 ± 1,85 insérées dans une zone ovoïde plus claire que les deux bandes brun foncé formant un V sur la lamelle dorsale. Pran (pointe anale) large, à bords parallèles et extrémité arrondie avec au centre une partie très chitinisée en forme d'Y. Zone très finement réticulée de part et d'autre de ces deux bandes. Face interne du style légèrement plus brune (de la teinte des Clp) que la face externe, avec 6 soies sti à son extrémité.

Imago ♀ (*fig.* 5e).

Longueur : 6,1-6,5 mm (8 mm).

Coloration (dans l'alcool), en plus clair, comparable à celle de l'imago ♂.

Thorax : dm = 18-22 (33) ; dl = 44-52 (54-56) ; pa = 7 (7) ; sa = 1 (1) ; sc = 37-39 (37).

Longueur de l'aile : 4,7-5 mm (5,5 mm). Pattes brun clair, les 3/4 antérieurs des fémurs plus clairs : PR : Fe = 1,12 (1,10), Ta_1 = 1,52 (1,49), Ta_2 = 0,74 (0,71), Ta_3 = 0,53 (0,54), Ta_4 = 0,46 (0,49), Ta_5 = 0,22. LR = 1,48, BR = 2 (1,85-2).

Tergites abdominaux VIII et IX plus foncés. Bord anal des tergites II à VII éclaircis. Sternite I jaune. Sternites II à VII brun sauf au bord anal. Bords latéraux des sternites II à V clairs. Sternite VIII entièrement brun foncé.

Nymphe.

Longueur (7,5-9,5 mm) (9-10,5 mm).

Coloration : thorax et fourreaux des pattes bruns. Fourreaux alaires transparents bordés de brun. Segments abdominaux transparents; bande latérale jaune sur les tergites II à VI devenant moins apparente sur les tergites V et VI. Tergites V-VIII bordés latéralement par une bande brune. Segment anal brun. Bords latéraux des tergites I à V avec un dessin en forme d'échelle situé entre les deux bandes colorées des tergites V et VI.

Ornementation abdominale : tergite II avec une ligne de crochets bruns occupant un peu plus de la moitié du bord anal. Au centre des tergites II-VI, chagrin de fines spinules progressivement plus gros vers le bord anal. Fins spinules aux angles antérieurs du tergite VII et au centre du tergite VIII. Tergite IV avec aux angles inférieurs deux zones arrondies de spinules disposées en tourbillon. Segment VIII avec deux éperons bruns (*fig.* 5f), constitués chacun par 5-6 (7) soies chitinisées et très effilées, du type de celui de *Chironomus annularius* figuré par Konstantinov (1956 : 171, *fig.* 10). Chaetotaxie abdominale (*fig.* 5g) : soies L des segments I-IV = 0, 3, 4, 4; soie L_4 des segments III et IV insérée à l'angle du tergite. Soies LS des segments V-VIII : 4, 4, 4, 5. 90 à 100 soies filamenteuses à chaque lobe anal.

Larve.

Longueur (stade 4) : 12 mm (vivant) ; 14 mm (dans l'alcool).

Tête : capsule céphalique : 0,6 mm de large sur 0,7 mm de long. Face ventrale brun foncé sous le labium. Antenne (*fig.* 6a) de la longueur des plaques paralabiales. Segment I quatre fois plus long

Fig. 6. — *Chironomus commutatus :* Larve : a = antenne; b = prémandibule; c = mandibule; d = labium; e = post-abdomen.

que large; organe annelé légèrement basal par rapport au milieu du segment. Prémandibule (*fig.* 6b) à extrémité bidentée. Mandibule (*fig.* 6c) avec les trois dents distales brun foncé, la quatrième, proche de la soie interne antérieure, plus claire; face ventrale garnie de stries rayonnantes; 10-11 soies ventrales internes et 3 fines épines dirigées vers l'avant toujours sur le bord interne. La mandibule rappelle celle de *Chironomus cingulatus* (Mg.), (sub. *Chironomus aprilinus* Mg.) figurée par Goetghebuer (1919, pl. II, *fig.* 6). Dents du labium (*fig.* 6d) brun foncé; la quatrième dent latérale plus courte ou de la même hauteur que la cinquième, mais toujours nettement plus petite que la troisième.

Post-abdomen (*fig.* 6e) : 4 tubuli (deux droits et deux légèrement arqués) pas plus longs que le diamètre du segment XI. Dernier segment prolongé par deux pseudopodes renflés terminés chacun par une quinzaine de crochets jaunes; deux paires de branchies anales; les supérieures plus courtes insérées à la face dorsale au-dessus des pseudopodes; deux soies de 120 μ à la base des branchies; 2 papilles dorsales avec chacune 7 soies de 500 μ et 2 courtes soies de 120 μ et 45-50 μ.

La larve de *Chironomus commutatus* est une larve de type *thummi* c'est-à-dire qu'elle ne possède pas d'appendices latéraux sur le segment X ce qui permet de la différencier de celle de *Chironomus cingulatus* qui présente de tels appendices et appartient de ce fait au type *plumosus* (Thienemann et Strenzke 1951 : 20). Elle présente tous les caractères qui, dans la clé de Konstantinov (1956 : 159), permettent d'arriver à l'espèce *Chironomus annularius* (Mg.) dont elle se différencie aisément par l'absence d'appendices latéraux au segment X.

Position de l'imago ♂ dans la clé de détermination du genre *Chironomus* de Strenzke (1960 : 12). Les caractères suivants de l'imago ♂ permettent d'arriver au n° 5 de la clé : lamelle dorsale du Pran parallèle; Pran distalement arrondi avec un profil en forme de bec.

5 — Parties latérales du tergite abdominal IX finement réticulées.
4. *striatus* Str.

— Parties latérales du tergite abdominal IX non réticulées.

a) Clp de type E, le plus souvent terminé en pointe et progressivement aminci, plus foncé que les autres parties de l'hypopyge; 9-14 soies am; BR = 4,1-4,7.
5a *cingulatus*.

b) Clp de type E brun, le plus souvent recourbé vers l'avant à son extrémité, pas plus foncé que le Pran; 1-5 soies am; BR = 2-2,8 (Bodensee), 2,8-3,3 (Port-Bielh).
5b *commutatus*.

2.6. — **Microtendipes britteni Edwards.**

L'imago ♂ de ce *Microtendipes* est décrit par Edwards (1929 : 399) et se caractérise essentiellement au niveau de l'hypopyge par la forme effilée de l'appendice 1 a (*fig.* 13f, page 398).

Nymphe.

Nous donnons la description de la nymphe, inconnue jusqu'à ce jour, d'après des exuvies récoltées au lac du Gourguet.

Longueur : 8 mm.

Coloration : thorax brun, abdomen incolore sauf à l'angle postérieur du V^e^ tergite, sur une étroite bande aux bords latéraux des tergites VI-VIII, et au niveau des bandes d'épines transversales des tergites II à VI et de l'éperon anal.

Thorax : de part et d'autre de la suture dorsale, 5 à 7 rangées de petits granules chitinisés au tiers antérieur du thorax. Cornes céphaliques en forme de cône obtus de 70 μ de hauteur (*fig.* 7a). Cornes thoraciques à sept branches dont une garnie de fines spinules sur presque toute sa longueur, semblables à celle représentée par Lenz (1941 : 42, *fig.* 56) comme type du genre *Microtendipes*.

Abdomen (*fig.* 7b). Ornementation : une rangée de crochets sur le tiers ou la moitié du bord anal du tergite II. Tergites II à VI avec une bande antérieure de deux à trois rangées d'épines. Une à cinq rangées de spinules sur les membranes intersegmentaires III-IV et IV-V. Les tergites II à V avec dans leur partie médiane un « chagrin » de fines spinules formant une zone trapézoïdale. « Chagrin » également aux bords antérieur et postérieur du tergite VI ainsi que dans la partie antérieure du tergite VIII.

Chaetotaxie : soies LS des segments V-VIII : 3, 4, 4, 5. L'intervalle entre LS_1 et LS_2 plus court que les intervalles LS_2 - LS_3 ou LS_3 - LS_4. Éperon (*fig.* 7c) à l'angle anal du tergite VIII fait de 4 à 7 grosses épines légèrement recourbées à leur extrémité distale; LS_4 et LS_5 rapprochées et implantées au-dessus de cet éperon.

Le segment IX ou segment anal garni d'une frange de longues soies filamenteuses ou natatoires, disposées sur un rang dans la partie antérieure puis sur deux, parfois trois rangs, dans la partie distale; 39 à 52 soies (n = 5) sur chaque lobe anal.

Discussion et comparaison avec la nymphe de *Microtendipes pedellus* var. *lividus*.

Selon Johanssen (1937 : 27), la nymphe de *Microtendipes pedellus* de Geer, est semblable à celle de l'espèce néarctique *Microtendipes aberrans* Joh.; les deux espèces sont probablement deux variétés saisonnières, *M. pedellus* apparaissant pendant la saison froide, *M. aberrans* pendant l'été.

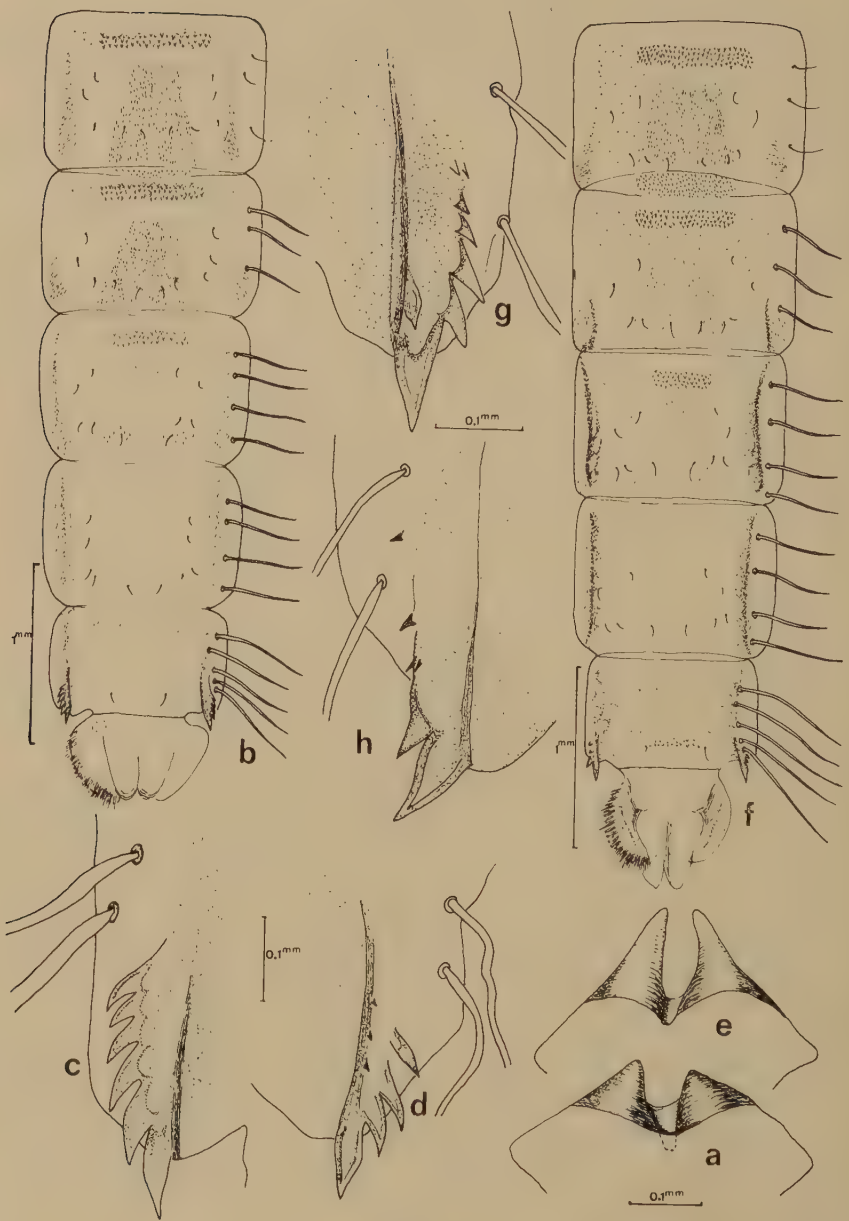


FIG. 7. — *Microtendipes britteni* : a = cornes céphaliques; b = tergites abdominaux IV-IX; c et d = éperon anal du tergite VIII. *Microtendipes pedellus* var. *lividus* : e = cornes céphaliques; f = tergites abdominaux IV-IX; g et h = éperon anal du tergite VIII.

Nous représentons les tergites IV à IX de la nymphe de *M. pedellus* var. *lividus*, que nous avons abondamment récoltée au lac de Port-Bielh, afin de préciser la description de JOHANSSEN notamment au niveau de l'ornementation abdominale et d'établir un parallèle avec celle de *M. britteni*.

Les caractères de la nymphe de *M. pedellus* permettant de la différencier de celle de *M. britteni* sont les suivants :

— cornes céphaliques (*fig.* 7e) en forme de cône aigu dont la hauteur varie de 140 μ à 190 μ.

— tiers antérieur de la suture thoracique garni d'une ou tout au plus de deux rangées de petits tubercules davantage chitinisés.

— bande antérieure des tergites II à VI composée par 4 à 5 rangs d'épines.

— six à sept rangs d'épines sur les membranes intersegmentaires IV et V.

— 2 à 3 rangs d'épines au centre du bord anal du tergite VIII (♂ et ♀).

— éperon anal (*fig.* 7g et 7h) constitué par 3 à 8 épines dont 2 à 6 fortes et 1, 2, 3 ou 4 nettement plus réduites à sa partie proximale.

— soies LS des segments V à VII relativement équidistantes.

— au segment VIII, LS_4 plus largement séparé de LS_5 situé au niveau de l'éperon.

— lobe anal avec chacun 45-70 (n = 11) soies filamenteuses.

La nymphe de *Microtendipes pedellus* est semblable à la description de celle de *Microtendipes chloris* Mg. (sub. *Tendipes abbreviatus* K.) faite par BAUSE (1913 : 112) et reprise plus tard par LENZ (1941 : 42) comme type du genre. Toutefois, les spinules postérieures du tergite VI forment une bande uniforme chez *M. chloris* (LENZ, loc. cit. : 43, *fig.* 56) alors que chez les nymphes de *M. pedellus* que nous avons étudiées, ces spinules sont disposées en deux zones toujours plus ou moins largement séparées. Une disposition des spinules en bande uniforme au bord anal du tergite VI existe également chez la nymphe de *Microtendipes nigellus* Hirv. décrite et représentée par HIRVENOJA (1963 : 248, *fig.* 1a). Chez *M. britteni*, par contre, les spinules moins nombreuses se disposent également en deux plaques dont l'intervalle peut parfois être assez réduit.

Le genre *Microtendipes* comporte 16 espèces européennes recensées dans la *Limnofauna europaea* (FITTKAU, SCHLEE, REISS 1967 : 373). Seules sont connues jusqu'à présent les nymphes des quatre espèces : *M. chloris*, *M. pedellus* (HENNIG 1950 : 276), *M. nigellus* (HIRVENOJA : loc. cit.) et *M. britteni*.

Si l'on excepte *M. nigellus*, espèce boréale connue seulement de Laponie finlandaise, les trois autres espèces sont les plus

largement répandues en Europe et peuvent donc également se différencier au niveau nymphal.

2.7 — **Pentapedilum nubens Edwards.**

Edwards (1929 : 376 et pl. XIX, *fig.* 15) décrit les imagos ♂ et ♀ de cette espèce. Elle se caractérise au niveau de l'aile par deux taches légèrement grises sous l'extrémité de la nervure R_{1+5} et une autre dans la cellule anale (an).

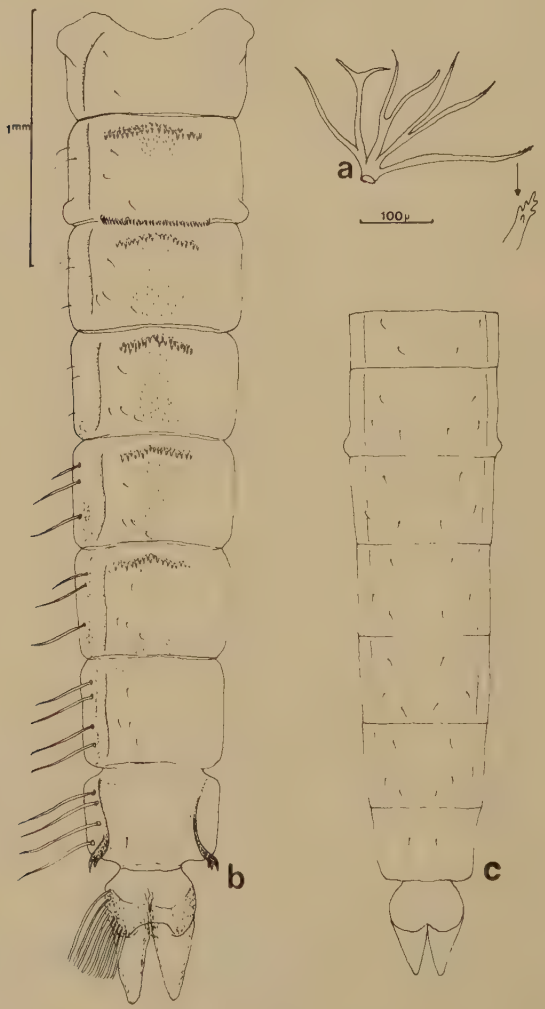


Fig. 8. — *Pentapedilum nubens* : a = corne thoracique; b = tergites abdominaux; c = chaetotaxie des sternites abdominaux.

Nymphe.

Nous donnons ci-dessous la première description de la nymphe d'après des exuvies récoltées au lac de Port-Bielh.

Longueur 4 - 4,5 mm. Exuvie nymphale transparente, thorax légèrement brun : fourreaux des pattes et bordure des fourreaux alaires bruns. 2/3 basaux des fourreaux antennaires annelés de brun (surtout visible sur l'exuvie ♂), 1/3 distal incolore.

Thorax : lobes prothoraciques peu apparents terminés par une soie transparente longue de 60 à 70 μ. De part et d'autre de la suture thoracique, sur le tiers antérieur, une rangée de petits tubercules.

Corne thoracique (*fig.* 8a) à 7 branches les 3 plus longues (250-300 μ) avec quelques spinules à leur extrémité et une quatrième bifide.

Abdomen (*fig.* 8b) : deux lobes latéraux aux angles antérieurs du tergite I et aux angles postérieurs du tergite II, bordé en outre sur les 2/3 médians par une rangée de crochets.

Ornementation : tergites II à VI avec sur le bord anal une à deux rangées d'épines brunes formant une bande transversale légèrement incurvée vers l'avant en son milieu. Membrane intersegmentaire IV-V garnie d'une ou deux rangées de spinules parfois interrompues au centre. Tergites II à VI garnis de fines spinules, sauf en quelques zones plus ou moins circulaires, sur une étroite bande longitudinale occupant le 1/4 ou le 1/5 médian du tergite. Angles antérieurs des segments VII et VIII portant de fines spinules alignées par groupe de trois ou quatre semblables à celles figurées pour le genre *Polypedilum* par Lenz (1941 : 15, *fig.* 13). Quelques spinules également aux angles postérieurs des tergites V et VI.

Éperon fait de 2 à 4 épines recourbées aux angles postérieurs du tergite VIII.

Chaetotaxie latérale : segments V-VIII avec 3, 3, 4, 4 soies LS. Soies LS_1 (70 μ) des segments V et VI deux fois plus courtes que les soies LS_2 et LS_3 (150 μ). 9 à 12 soies filamenteuses (environ de 250 μ) réparties sur un seul rang à chaque lobe anal. Étuis gonopodiaux de la nymphe ♂ effilés distalement, aussi longs que le segment anal. Chaetotaxie dorsale représentée sur la figure 8c.

Discussion.

Cette nymphe présente plusieurs différences avec celle décrite par Lenz (loc. cit. : 23-24, *fig.* 26) comme type du genre *Pentapedilum,* notamment au niveau de l'ornementation abdominale. En effet, les spinules forment des bandes transversales dans la partie

médiane et dans la partie anale des tergites II à V; ces dernières font entièrement défaut chez *P. nubens*. Selon Lenz, le thorax du genre *Pentapedilum* n'est pas grené.

2.8. — **Tanytarsus bathophilus Kieffer.**

Reiss (1968 : 203) range dans le genre *Calopsectra* Kieffer, 1909, les imagos de 4 espèces : *C. gregaria* (K.), *C. inequalis* G., *C. lugens* K. et *C. tripunctata* Reiss. Dans une récente révision taxonomique des espèces européennes du genre *Tanytarsus*, Reiss et Fittkau (1971 : 78 et 124) établissent la synonymie du genre *Calopsectra* avec le genre *Tanytarsus* et celle de *C. tripunctata* avec *Tanytarsus bathophilus*. Dans ce même travail, ces deux auteurs subdivisent le complexe *Tanytarsus* en 13 groupes qu'ils définissent au niveau des formes adultes. Les quatre espèces appartenant précédemment au genre *Calopsectra* s'insèrent maintenant dans deux groupes différents : le groupe V *gregarius (T. gregarius* et *T. inequalis)* et le groupe VII *lugens (T. lugens* et *T. bathophilus)*.

Bause (1913 : 90) a décrit la nymphe qu'il attribue à *T. bathophilus* et qu'il a représentée incomplètement sur la figure 61. Cette représentation ne nous paraît pas tout à fait conforme à celle des spécimens de la population pyrénéenne, notamment au niveau de la « *grosse Bewaffnung* » des tergites III et IV. En effet, les zones épineuses sont représentées avec une courbure alors qu'elles apparaissent nettement rectilignes sur nos exemplaires, où, en outre, l'ornementation du tergite IV est nettement moins développée.

La chaetotaxie abdominale n'étant pas représentée par Bause, nous ne pouvons pousser plus avant la comparaison et cela nous incite à décrire la nymphe de façon détaillée. Cette description est faite à partir d'exuvies nymphales obtenues en grand nombre dans les pièges de la zone la plus profonde du lac de Port-Bielh. Nous donnons à la suite la première description de la larve, une seule fois signalée dans la Holzmaar (Massif de l'Eifel) par Thienemann (1915 : 6).

Description de la nymphe :

Longueur : 4-5,3 mm.

Largeur : 0,6 mm (niveau segment II).

Coloration : exuvie transparente. Thorax, bords des fourreaux alaires, fourreaux des pattes et fourreaux antennaires brun clair, bords latéraux segment VIII, lame anale bruns. Bandes latérales du tergite I, bandes latérales des tergites et des sternites II à VII brun foncé.

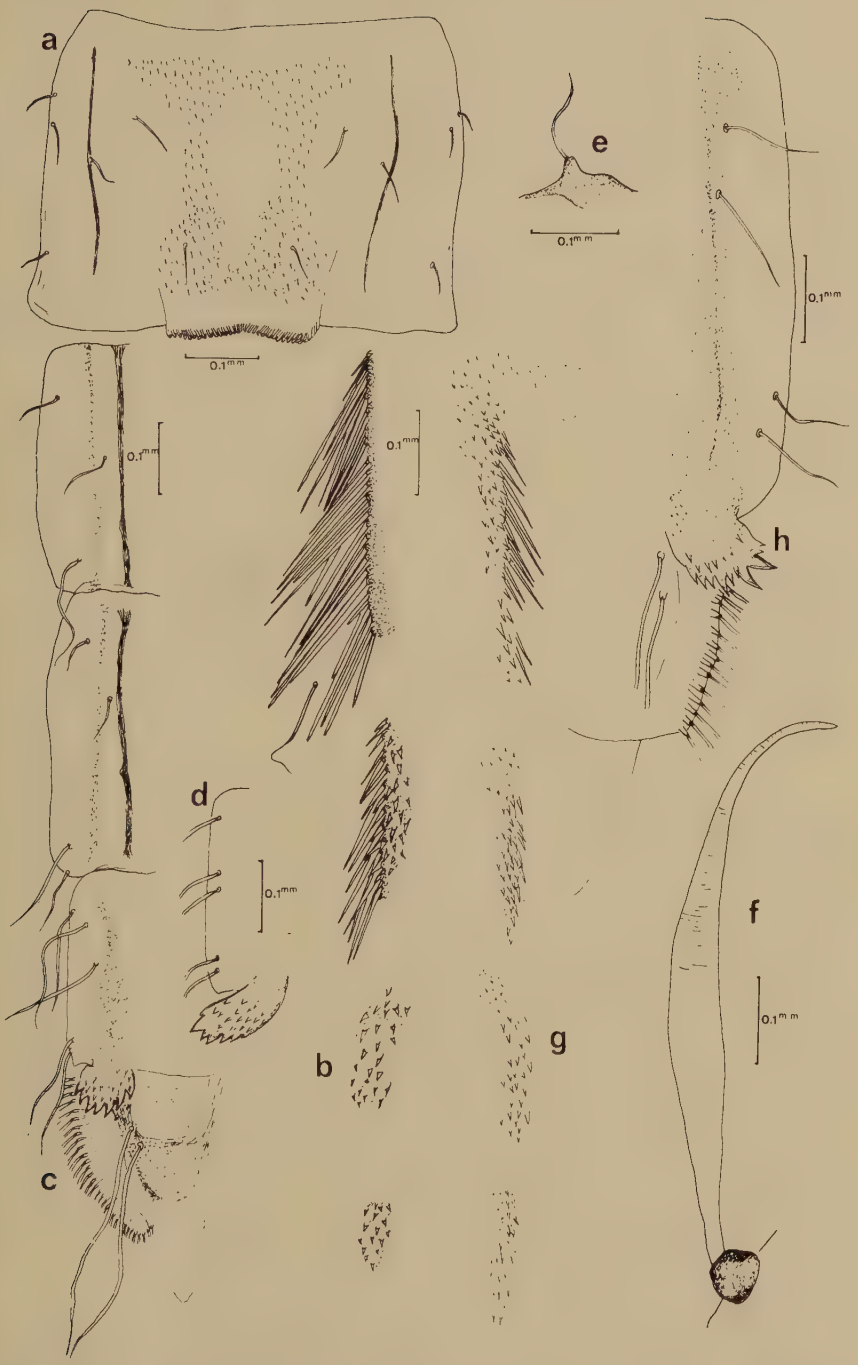


Fig. 9. — *Tanytarsus bathophilus* : Nymphe : a = tergite abdominal II; b = « grosse Bewaffnung » des tergites III à VI; c = chaetotaxie latérale des segments VI à IX; d = autre disposition des soies LS du tergite VIII. *Tanytarsus miriforceps* : Nymphe : e = lobe céphalique; f = corne thoracique; g = « grosse Bewaffnung » des tergites III à VI; h = chaetotaxie latérale des segments VIII et IX.

Thorax : soies frontales longues de 100 μ insérées sur un petit tubercule. Une ou deux rangées de petits tubercules dans la partie médiane de part et d'autre de la suture thoracique. Corne thoracique tubuleuse longue de 500 - 550 μ, distalement effilée et recourbée et finement striée dans ses 2/3 distaux; à côté de l'insertion de la corne, zone réticulée de 60 μ de long.

Abdomen : tergite II (*fig.* 9a) avec deux légères expansions aux angles inférieurs et un rang de crochets disposés sur un bourrelet occupant le 1/3 médian du tergite. Longueur en μ de l'ornementation des tergites III à VI (*fig.* 9b) : 165 à 265, 105 à 210, 75 à 130, 45 à 100. Tergite III avec deux zones épineuses légèrement obliques par rapport au plan de symétrie du segment, constituées par un ou deux rangs de points sombres de différentes tailles, les plus longues atteignant en moyenne 90 à 100 μ (parfois 135 μ pour les zones de 265 μ). Tergite IV avec de part et d'autre une zone épineuse dans l'axe longitudinal faite à la fois d'épines courtes dirigées vers le bord anal et de pointes longues, dirigées vers l'intérieur du segment; 8 peuvent atteindre en moyenne 45 à 60 μ et jusqu'à 100 μ chez les exuvies les plus grandes. Tergites V et VI avec des plaques ovoïdes d'épines plus courtes et plus claires que celles des tergites antérieurs.

« *Kleine Bewaffnung* » : apparente au tergite II seulement (*fig.* 9a) : fines spinules dans la partie antérieure et postérieure se rejoignant, en s'amenuisant, en deux étroites bandes au centre du tergite; les deux parties postérieures paraissant légèrement brunes. Quelques spinules alignées en groupe de 2, 3, 4 ou 5 forment un léger « chagrin » aux angles antérieurs des tergites VIII et IX.

Chaetotaxie latérale (*fig.* 9c) : segments II à V avec deux courtes soies latérales de 50 μ environ, une antérieure et une postérieure; segment VI avec une soie antérieure courte et une soie LS de 150-165 μ; segment VII avec une soie antérieure courte et deux soies LS de 150-180 μ; segment VIII avec 5 soies LS disposées soit 2 à l'avant, 1 au centre et 2 à l'arrière, soit 1 à l'avant, 2 au centre, 1 à l'arrière (*fig.* 9d). Éperon anal jaune, large de 50 μ bordé par 5 à 7 épines plus fortes. Lame caudale arrondie garnie de 30 à 43 (n = 12) soies filamenteuses sur un seul rang. Deux longues soies insérées de chaque côté du segment anal..

Description de la larve :

La larve est du type *gregarius* défini par Bause (1914 : 43), c'est-à-dire caractérisé essentiellement par un socle antennaire sans épine chitineuse interne et par deux soies simples au bouclier frontal ou clypeus.

Longueur : 6,5-7 mm.

Coloration : abdomen de couleur rouge orangé, segments thoraciques irisés et marbrés de vert; tête brun clair ventralement brun foncé sous le labium; labium, dents des mandibules et bord postéro-ventral brun très foncé.

Tête (*fig.* 10a) aussi longue que large. Soies du clypeus simples. Yeux de 20 μ et 15 μ de diamètre espacés de 20 à 27 μ. Antennes (*fig.* 10b) 4/5 de la longueur de la tête; longueur en μ des 5 segments antennaires : 180, 45, 18, 12, 3,5; pétioles des organes de

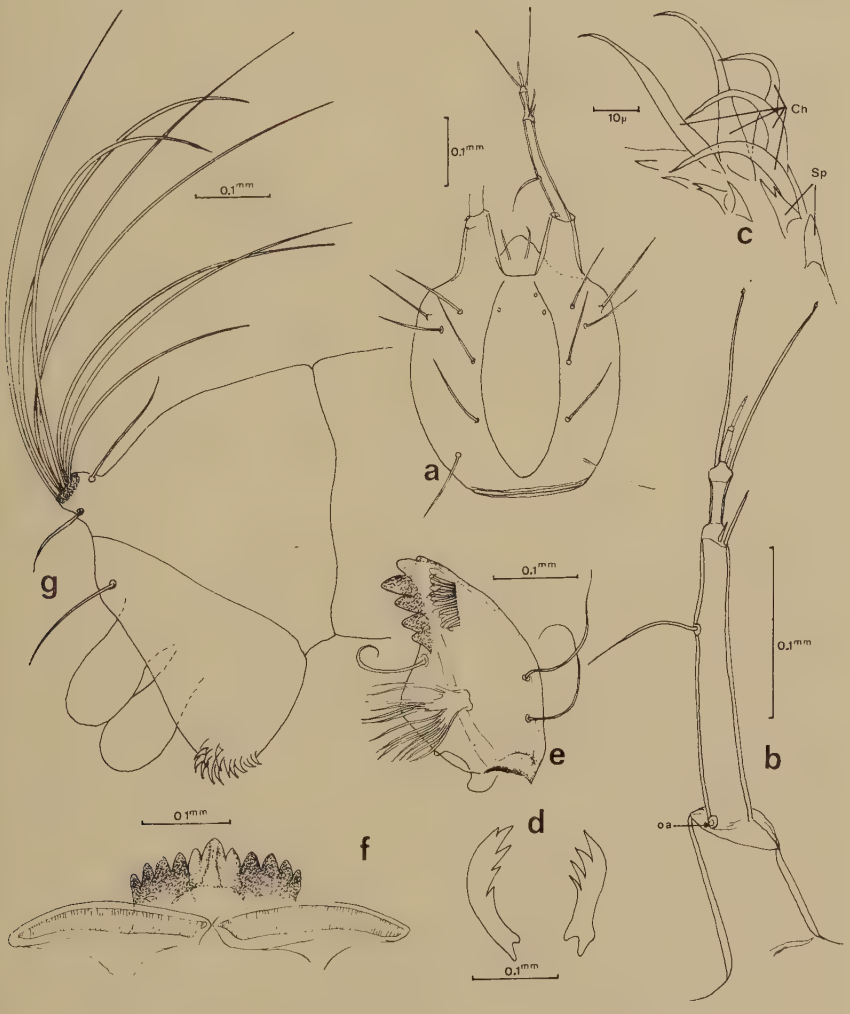


Fig. 10. — *Tanytarsus bathophilus* : Larve : a = tête; b = antenne; c = labrum (Ch = Chaetae; Sp = Spinulae); d = prémandibule; e = mandibule; f = labium; g = XII^{e} segment abdominal (pseudopode et branchies anales) (vue latérale).

Lauterborn longs de 110 μ; le socle, le segment I, les 2/3 ou les 4/5 du segment II, les segments III et IV de couleur jaune et chitinisés. Socle deux fois plus haut que large. Rapport des longueurs du segment basal et du pétiole de l'organe de Lauterborn : 8/5. Segment I avec un organe annelé tout contre le socle antennaire et une soie insérée aux 2/3 ou aux 3/5 distaux.

Labrum (*fig.* 10c). Sensilles I : deux soies recourbées à leur extrémité et frangées d'un côté; sensilles II : deux soies simples fortement arquées et insérées chacune sur un petit socle. Setae III : soies claires de 20 μ environ. Bisensillum : petit tubercule terminé par une soie de 3-4 μ. Chaetae : 5 grosses épines simples, recourbées de part et d'autre des sensilles. Spinulae : 2 spinules, la plus proche des Chaetae bidentée à son extrémité; à côté des sensilles I une petite épine et 3 spinules, dont la médiane bifide, disposées sous les Chaetae.

Epipharynx : prémandibules (*fig.* 10d) terminées par 4 dents aiguës et une dent plus fine sur la face interne. Peigne de l'épipharynx fait de 3 lames élargies et denticulées à leur extrémité (la lame centrale terminée par 3 dents, les lames latérales par 4 ou 5 dents) constituant un peigne de 11-12 dents. 7 soies recourbées dont une distalement frangée, insérée de part et d'autre de la pièce en U.

Mandibules (*fig.* 10e) avec une forte dent apicale et trois dents internes de couleur brun très foncé et deux dents dorsales plus claires.

Antenne un peu plus de deux fois plus longue que la mandibule : A/M = 15/7.

Labium (*fig.* 10f) avec une large dent médiane et la première dent latérale plus claire que les 4 dents suivantes.

Abdomen : pseudopodes postérieurs (*fig.* 10g) courts, terminés par 16 petits crochets jaunes. Branchies anales, légèrement renflées distalement, de la longueur des pseudopodes. Papilles dorsales terminées chacune par 8 soies brun clair chitinisées dont 5 longues de 700 μ, 2 longues de 450-500 μ et une longue de 200 μ. Soie supérieure de la papille longue de 90-100 μ; soie inférieure deux fois plus courte (45-50 μ). Soie du pseudopode, au-dessous des branchies anales, longue de 100 μ.

Taxonomie :

La nymphe de *T. bathophilus* se différencie aisément de celle de *Tanytarsus lugens* décrite sommairement par Lenz (1927 : 185 : sub. *Calopsectra bathophila*). Cette dernière est caractérisée par la présence sur chaque lobe anal, de deux groupes de soies nettement séparés par une zone sans soie.

Toutefois, si ces deux espèces du groupe *lugens* peuvent facilement se distinguer au stade nymphal elles ont souvent été confon-

dues au stade imaginal. De nombreuses récoltes ,attribuées à *T. lugens* doivent, selon Lindeberg (1970 : 309-310), appartenir à *T. bathophilus* et notamment celles effectuées par Mundie (1957 :156) dans trois réservoirs du Middlesex.

2.9. — **Tanytarsus miriforceps Kieffer.**

La nymphe de *T. miriforceps* est connue (Thienemann 1929 : 100 sub. *Xenotanytarsus*) mais n'est pas décrite. Nous en donnons la description d'après des nymphes mâtures et des exuvies piégées dans le lac Supérieur d'Estibère.

Description de la nymphe.

Longueur : 4-4,4 mm.

Coloration : exuvie transparente; thorax, bord des fourreaux alaires, fourreaux des pattes et des antennes ,lobes céphaliques bruns. Bords latéraux des tergites I et VIII, segment anal brun.

Lobes céphaliques terminés par une soie de 60 à 70 μ de long (*fig.* 9e).

Thorax : corne thoracique (*fig.* 10f) tubuleuse, légèrement renflée dans sa partie médiane, et finement striée transversalement dans sa moitié distale. Bords de la suture thoracique garnis de 3 ou 4 rangs de tubercules chitinisés sur leur 1/3 antérieur, puis de 1 seul rang dans leur milieu.

Abdomen : « *grosse Bewaffnung* » constituée par deux bandes longitudinales d'épines courtes sur les tergites III à VI (*fig.* 9g). Tergite III avec en plus une douzaine d'épines longues de 30 à 45 μ, dirigées obliquement par rapport au plan de symétrie du segment. Tergite IV avec parfois 3 à 5 épines plus longues (15 μ) dirigées comme celles du tergite III. Longueur des bandes d'épines des segments III à VI : 135, 110, 80, 60 μ.

« *Kleine Bewaffnung* » : tergite II avec un « chagrin » de fines spinules sur les bords anal et oral se rejoignant dans la partie médiane. Quelques spinules également dans la zone médio-orale du III^{e} tergite et aux angles antérieurs du tergite anal.

Chaetotaxie : segments II à VI avec 3 courtes soies latérales. Pas de véritables soies filamenteuses LS aux segments VII et VIII mais des soies longues seulement de 50 à 75 μ : 3 (deux antérieures et une postérieure) au segment VII, 4 (deux antérieures et deux postérieures) au segment VIII (*fig.* 9h).

Deux longues soies médio-dorsales et 14 à 24 soies filamenteuses latérales sur un seul rang à chaque lobe anal. Éperon anal jaune, large de 50 μ, bordé par une rangée d'épines (le plus souvent 7) dont 2-3 plus fortes. Fourreaux des gonopodes environ 2 fois plus longs que le segment anal.

Taxonomie :

Reiss et Fittkau (1971 : 128) rangent 7 espèces, dont *T. miriforceps,* dans le groupe VIII *norvegicus* : trois d'entre elles sont connues au stade nymphal : *T. miriforceps* que nous venons de décrire, *T. norvegicus* décrite sommairement par Lenz (1927 : 186 sub. *Fourniera norvegica* K.) et dont Palmen (1961 : 46-47) donne une description plus détaillée et *T. sylvaticus* décrite par Hirvenoja (1963 : 51-52 sub. *T. aptus* Hirv.). Le caractère commun à ces trois nymphes est la présence de 3 soies LS de chaque côté du segment VII et de 4 soies LS de part et d'autre du segment VIII. Ces trois nymphes présentent cependant des caractères qui permettent de les différencier assez aisément : *T. norvegicus* possède une corne thoracique garnie de courtes soies (Palmen, loc. cit., *fig.* 2) et seules de courtes épines constituent son ornementation abdominale. Ces deux caractères la différencient des nymphes des deux autres espèces qui ont une corne thoracique sans soies et portent en plus de longues épines sur les tergites III et IV (*T. sylvaticus)* ou seulement sur le tergite III *(T. miriforceps). L'ab*sence de véritables soies LS au segment VIII remplacées par 4 soies ne dépassant pas 75 μ de long permet d'individualiser la nymphe de *T. miriforceps* aussi aisément que le permet, au stade imaginal, la configuration particulière du style de son hypopyge. Le nombre de soies natatoires de chaque lobe anal est également un bon critère de différenciation de ces 3 espèces puisqu'il varie entre 14 et 24 chez *T. miriforceps,* entre 24 et 33 chez *T. sylvaticus* et entre 46 et 55 chez *T. norvegicus.*

La nymphe de *T. miriforceps* présente une « *grosse Bewaffnung* » comparable à celle de *Tanytarsus pallidicornis* Walk décrite par Krüger (1945 : 1110, *fig.* 34 sub. *T. conicomatus* Krüger) et que Reiss et Fittkau (loc. cit. : 140-142) prennent comme espèce type du groupe IX, le groupe *pallidicornis.*

Les longueurs relatives de cette ornementation abdominale, avec la présence simultanée d'épines longues et d'épines courtes sur le tergite III et seulement d'épines courtes sur le tergite IV sont également comparables : 17, 15, 11, 7 chez *T. pallidicornis* et 17, 14, 10, 7,5 chez *T. miriforceps.* Toutefois ces deux nymphes se différencient au niveau de la chaetotaxie latérale, *T. pallidicornis* présentant 4 soies LS latérales de part et d'autre du segment VII.

3. — RÉSUMÉ

Ce chapitre consacré à l'étude systématique des Chironomides du massif de Néouvielle apporte des données nouvelles sur les larves, les nymphes et les imagos de plusieurs espèces appartenant à ce groupe. Les points suivants ont été étudiés :

1) La description de la nymphe, inconnue jusqu'à ce jour, de *Thienemannimyia northumbrica* permet de définir le groupe *northumbrica* caractérisé par la présence de 2 soies LS sur le segment I. La larve se caractérise par la présence d'un crochet nettement plus court que les autres à chaque pseudopode postérieur.

2) La larve de *Paramerina divisa (larva nova)* se différencie de celle de *Zavrelimyia melanura* au niveau des crochets des pseudopodes postérieurs.

3) Les larves de *Ablabesmyia monilis* et *A. longistyla* se distinguent l'une de l'autre par la structure de leur palpe maxillaire.

4) Une nouvelle description des imagos ♂ et ♀ de *Psectrocladius barbatipes* est donnée qui établit sa correspondance avec la nymphe décrite par Thienemann (1939 : 34) sous le nom de *Psectrocladius* sp. *connectens*. Il est créé pour cette espèce un nouveau sous-genre : *Mesopsectrocladius* intermédiaire entre les sous-genres *Psectrocladius* s. str. et *Allopsectrocladius*.

5) L'imago ♂, l'imago ♀, la nymphe, la larve de *Chironomus commutatus*, connu jusqu'à ce jour uniquement par la formule chromosomique de sa larve (Keyl 1960 : 193), sont décrits ce qui permet l'insertion de cette espèce dans la clé de détermination de Strenzke (1960 : 2).

6) La description de la nymphe inconnue de *Microtendipes britteni* permet son étude comparée avec celle de *Microtendipes pedellus* var. *lividus*.

7) La description de la nymphe de *Pentapedilum nubens* élargit la diagnose de cette espèce dont seuls les imagos ♂ et ♀ étaient connus.

8) La larve de *Tanytarsus bathophilus* est décrite pour la première fois alors que la nymphe de cette espèce fait l'objet d'une nouvelle description.

9.) La nymphe de *Tanytarsus miriforceps* est décrite et sa position taxonomique est précisée au sein du groupe VIII *norvegicus* défini par Reiss et Fittkau (1971 : 128).

Ce chapitre souligne l'intérêt fondamental d'une étude systématique préalable à toute étude concernant l'écologie des Chironomides.

II. — ÉTUDE FAUNISTIQUE, ÉCOLOGIQUE ET BIOGÉOGRAPHIQUE

Du point de vue faunistique, les Pyrénées étaient relativement mal connues, aucune étude intensive n'ayant jamais été entreprise. Afin de dépasser d'une part le cadre d'une simple étude faunistique,

et d'aborder d'autre part des problèmes d'ordre biogéographique, écologique et biologique (phénologie et productivité), ce travail a été limité aux milieux stagnants de haute altitude.

1. — LISTE DES STATIONS PROSPECTÉES

Une étude préliminaire nous a permis de préciser les caractères morphométriques et physico-chimiques des 9 lacs ou gourgs (terminologie régionale) que nous avons le mieux prospectés. Mais il nous a été donné d'effectuer également quelques récoltes dans 6 autres stations : il s'agit soit de mares peu profondes, soit de lacs en voie de comblement et traversés par un courant qui assure un renouvellement permanent de la masse d'eau (lac de l'île, lac Vert) soit enfin, d'un ruisseau, réunion des déversoirs des lacs Long et Inférieur d'Estibère, s'étirant en méandres dans une tourbière.

Ces trois dernières stations peuvent être considérées comme intermédiaires entre le faciès lotique ou courant et le faciès lénitique ou stagnant.

1.1. — **Abréviations utilisées pour les différentes stations.**

Au cours de cette étude des Chironomides nous avons utilisé des abréviations pour les 15 stations visitées que nous récapitulons avec leur situation altitudinale ,leur profondeur maxima (p), tout en spécifiant pour celles nouvellement citées les principales macrophytes qui s'y développent.

— Vallon d'Estibère :

M : Méandres du cirque inférieur (2 050 m).
I : Lac Inférieur (2 100 m; p = 5 m).
A : Lac d'Anglade (2 185 m; p = 3,2 m).
L : Lac Long (2 238 m; p = 3,3 m).
mL : mare au Sud du lac Long (2 245 m; p = 0,6 m; *Sparganium affine*).
î : Lac de l'île (2 279 m; p = 1 m; *Carex rostrata, Sparganium affine*).
mî : mare au Sud-Est du lac de l'île (2 284 m; p = 0,5 m; *Carex rostrata*).
S : Lac Supérieur (2 328 m; p = 3,8 m).
mS : mare au Sud-Est du lac Supérieur (2 340 m).

— Vallon de l'Oule :

V : Lac Vert (2 100 m; p = 1 m; *Carex rostrata, Sparganium affine, Ranunculus trichophyllus*).
GNI^{I} : Gourg Nère Inférieur I (2 198 m; p = 2,6 m).
GNI^{III} : Gourg Nère Inférieur II (2 201 m; p = 4,6 m).
GNM : Gourg Nère Moyen (2 211 m; p = 3,6 m).
G : Gourguet (2 219 m; p = 5 m).
PB : Lac de Port-Bielh (2 285 m; p = 19 m).

1.2. — **Rappel des caractéristiques physiques et chimiques essentielles** (Capblancq et Laville 1968).

— Lacs peu profonds ($p \leqslant 5$ m) et peu étendus (4 100 m² < S < 26 000 m²).

Si l'on excepte le Lac Inférieur à qui l'alimentation par des sources froides sous-lacustres confère un régime thermique de type dimictique, les 7 autres lacs sont homothermes en raison de leur faible profondeur. La température des lacs les plus bas (Lac d'Anglade, Gourg Nère Inférieur II) demeure souvent supérieure à 15° C en juillet-août, celle des lacs les plus hauts de la série (Gourguet, Lac Supérieur) n'atteint qu'exceptionnellement cette valeur. Au cours de l'été une baisse générale du niveau de l'eau (de l'ordre de 20 à 40 cm) apparaît par suite de l'évaporation plus ou moins intense et d'une diminution de l'alimentation. Ceci entraîne une hausse de l'alcalinité; 80 à 90 % des sels dissous sont des bicarbonates.

Les valeurs moyennes du pH varient entre 7,7 et 8,7 et sont maximales au mois d'août.

En été, les concentrations en oxygène oscillent entre 75 % et 110 % des teneurs à la saturation. En hiver, de bonnes conditions d'oxygénation sont maintenues dans toute la masse d'eau grâce aux phénomènes physiques consécutifs à la formation de la glace.

Les teneurs en nitrates, silice et phosphates restent faibles.

— Lac de Port-Bielh.

Ce lac est le plus profond (19 m) et un des plus étendus (16,5 ha) des lacs naturels du massif. Par suite de l'absence de végétation macrophytique émergée il est difficile de rapporter ses différentes zones à celles définies par Hutchinson (1967 : 240) pour le fond des lacs.

Les zones « littorale » et « littori-profonde » du lac de Port-Bielh peuvent être caractérisées par la composition de leur substrat. La zone « littorale » entre 0 m et —7 m est constituée d'éboulis granitiques sans végétation fixée sinon quelques plaques d'*Isoetes brochoni* Motelay localisées jusqu'à —5-6 mètres dans une anse de la partie sud-ouest. Sa superficie est de 6 hectares. La zone « littori-profonde » entre —7 m et —19 m est constituée par une épaisse couche de vase (gyttja) uniforme et recouverte par une prairie de *Nitella flexilis* (Linné) dont le développement maximum se situe entre —10 m et —14 m. Sa superficie de 10,5 ha représente 63 % de la surface totale du lac.

De type dimictique, il est entièrement gelé sept mois par an, la couche de glace et de neige pouvant atteindre 2,5 m à 3 m en avril.

Après le dégel (fin juin - début juillet) la température de l'eau en surface augmente rapidement aux mois de juillet et d'août; elle atteint un maximum de 13°-14° C à la fin du mois d'août. Une stratification thermique apparaît aussitôt après le dégel, la stabilité thermique diminuant progressivement de la mi-juillet (106 à 128 g-cm. cm $^{-2}$) à la mi-septembre où elle devient nulle. L'isothermie d'automne se prolonge jusqu'à la formation de la glace vers la fin du mois de novembre.

La transparence des eaux est élevée; la profondeur moyenne de visibilité du disque de Secchi est de 13,5 m.

Pendant l'été, les eaux sont faiblement minéralisées (la conductivité à 18° C est d'environ 23 μmhos).

Les bicarbonates représentent 73 à 93 % des sels totaux.

Le pH, toujours basique, varie au cours de l'été entre 7,25 et 9,52. En août il augmente progressivement surtout au-delà de 10 m de profondeur avec des valeurs supérieures à pH 9.

Corrélativement à ces pH élevés, apparaissent de fortes concentrations en oxygène dissous (120 % - 130 % des teneurs à la saturation). L'isothermie d'automne entraîne une uniformisation des teneurs en oxygène dissous avec des valeurs proches de la saturation.

Sous la glace, la consommation d'oxygène est de l'ordre de 0,01 mg/l/jour; la quantité d'oxygène dissous à partir du mois de mars devient inférieure à 0,5 mg/l au niveau du fond où on note alors la formation de NH_4 et de H_2S.

De même que dans les petits lacs, les phosphates, les nitrates et la silice sont présents en faible quantité.

1.3. — **Compléments physico-chimiques.**

Les résultats d'une série de mesures physiques et chimiques effectuées le 27 août 1968 dans les stations prospectées plus épisodiquement, sont présentés dans le tableau I. Ils permettent de les situer par rapport aux stations définies plus haut.

Ces 6 stations, en raison de leur faible profondeur, présentent des températures maximales élevées de l'ordre de 17° C à 22° C. Elles sont très sensibles aux conditions météorologiques et peuvent subir d'importantes variations thermiques journalières.

Les pH, de même valeur que ceux des petits lacs, sont plus proches de la neutralité ou deviennent même légèrement acides (pH = 6,6) dans une mare proche du lac Long.

La conductivité de trois mares, comprise entre 2,43 et 3,97 μmhos/cm/cm^2 traduit une très faible minéralisation. Celle des trois autres stations (31,74 - 40,35 μmhos/cm/cm^2) s'inscrit dans la moyenne des valeurs limites rencontrées au Lac Supérieur (23,8 μmhos/cm/cm^2) et au Gourg Nère Inférieur II (53,2 μmhos/cm/cm^2).

TABLEAU I. — Résultats d'une analyse physico-chimique effectuée le 27/8/68 dans quelques stations prospectées moins intensivement. Les températures correspondent aux maxima enregistrés au cours de l'été 1965.

27-8-68	Conductivité μ mhos	pH	Alcalinité me	Dureté Ca^{++} mg/l	Dureté Mg^{++} mg/l	Phosphates PO_4-P mg/l	Nitrates N mg/l	Silice mg/l	Sulfates mg/l	t° max.
Lac Vert	31,74	8,1	0,29	6	0,05	7	40	3,7	6	18,5°
Lac de l'île	32,61	7,75	0,344	6,2	0,12	0 à 1	10	4,6	7,5	19°
Mare lac de l'île	3,97	7,4	0,090	2,4	0,29	9	0 à 10	0,6	8	21,5°
Mare lac Long	2,43	6,6	0,030	1,0	0,12	9,5	24	0,8	7,5	22,5°
Mare lac Supérieur	3,40	7,1	0,050	1,2	0,12	0,2	0 à 10	2,2	8,5	16°
Méandres	40,35	7,5	0,39	7,6	0,12	0 à 1	24	4,9	6,5	20,5°

TABLEAU II. — Abondance relative de trois *Procladius* à trois profondeurs du lac de Gourguet en 1966 et 1968.

	1966 — % du total des éclosions				1968 — % du total des éclosions		
Profondeur en m	*Procladius* sp I	*Procladius* sp II	*Procladius* sp III	Profondeur en m	*Procladius* sp I	*Procladius* sp II	*Procladius* sp III
1	4,8	7,6	8	1,5	9,7	13,0	1,8
2	21,0	27,5	5,6	2,5	27,4	15,9	1,3
4	84,1	0	0	3 — 3,5	55,7	0,5	0

2. — FAUNISTIQUE ET RÉPARTITION

Afin de connaître l'identité, la zonation, la phénologie et la densité des Chironomides de plusieurs lacs du Massif de Néouvielle nous avons utilisé des pièges (*funnel-traps* des auteurs anglo-saxons) dont nous donnons plus loin (p. 294) la description et le mode de fonctionnement. Ces pièges nous ont permis de capturer 52 167 individus (nymphes ou imagos ♂ et ♀) à partir desquels ont été définis les résultats présentés dans ce chapitre.

Pour chaque espèce récoltée, les données phénologiques ont été présentées en indiquant :

— les stations de récolte;
— les profondeurs au niveau des pièges;
— le nombre d'individus au m²;
— la durée de la période d'émergence.

Ces captures ont été figurées sous forme d'histogrammes pour les 25 Chironomides les plus fréquents (*fig.* 11 à 15) : la hauteur des colonnes indique le nombre d'individus récoltés dans un piège à chaque prélèvement, la largeur est proportionnelle à la durée qui sépare deux prélèvements successifs.

Ces histogrammes mettent en évidence :

— la durée de la période d'émergence des espèces;
— la courbe (pente et kurtosis) de leur fréquence;
— leur décalage dans le temps avec la profondeur (lac de Port-Bielh) et avec l'altitude;
— la sex-ratio;
— éventuellement les variations annuelles dans les périodes et les fréquences d'émergence.

Les données correspondant aux récoltes effectuées dans les Méandres ou en vol sont brutes et n'ont qu'une valeur qualitative.

Le nombre d'individus récoltés dans un piège ou dans plusieurs pièges placés sur un substrat et à une profondeur identiques a été ramené à une superficie de 1 m².

2.1. — **Sous-famille des Tanypodinae.**

2.1.1. — Tribu des Macropelopiini.

Le genre *Procladius* possède au moins 5 représentants dans la faune lacustre du Massif de Néouvielle. Hélas, la systématique de ce

groupe n'est pas suffisamment claire pour permettre une détermination sûre des espèces.

Selon Brundin (1949 : 687) la taxonomie de ce genre de Tanypodinae est rendue difficile en raison de sa diversité et de la variabilité considérable des différentes espèces.

Deux espèces de *Procladius* cohabitent dans la quasi-totalité des lacs prospectés, mais avec des densités variables : nous les appelons provisoirement *Procladius* sp I *(? pruinosus* (K.)*)* et *Procladius* sp II (? *scapularis* K.). C'est surtout au Gourguet que, en compagnie d'une 3e espèce *Procladius* sp III, elles jouent le rôle quantitatif le plus important (tableau II).

Procladius sp. I

PB
8 = 4 (10/8/66)
10-13 = 20 (10/8-17/8/66)
3 = 4 (31/8/67)
2,5 = 12 (21/8/68)
10 = 4 (21/8-13/9/68)

I
1-2 = 196 (13/7-4/8/67)
4 = 4 (18/8/67)
A
1-3 = 60 (20/7-18/8/67)

L
1 = 62 (25/7-22/9/65)

1 = 80 (20/7-21/9/67)
2,5-3,5 = 654 (13/7-30/8/67)

S
2-3,5 = 111 (28/7-30/8/67)

î
0,5-1 = 34 (16/7-28/7/65)

II
GNI
1 = 12 (29/6/65)
4 = 16 (12/7/66)
1,5 = 8 (18/7/67)
4 = 6 (18/7/67)
4 = 10 (10/7-13/8/68)

G
1-2 = 124 (26/7-1/9/66)
4 = 508 (9/8-24/8/66)
G
1,5-2,5 = 404 (24/7-4/9/68)
3-4 = 1200 (24/7-4/9/68)

d
GNI
2,5 = 220 (22/7-24/8/66)

GNM
1 = 8 (9/8-24/8/66)
2-3 = 76 (22/7-18/8/66)

C'est le Chironomide dominant de la zone la plus profonde ($p > 3$ m) du Gourguet (55,7 à 84,1 % du peuplement chironomidien). Il est également fréquent au lac Long avec, en 1967, 8 % des éclosions totales (moyennes de 4 pièges disposés entre —2,5 et —3,5 m).

Procladius sp I est rare au lac de Port-Bielh où il a été capturé jusqu'à 13 m de profondeur.

Sa période de vol s'étend globalement du 29 juin au 22 septembre.

Procladius sp. II

PB
3 = 92 (17/8-8/9/66)
5 + 3 = 4 (17/8-8/9/66)
1,5 = 104 (1/8-5/9/68)
2,5 = 28 (8/8-5/9/68)
7 = 8 (21/8-13/9/68)
10 = 8 (13/8-21/8/68)
15 = 16 (21/8/68)
19 = 6 (21/8-30/8/66)

I
1-2 = 412 (20/7-19/9/67)
4,5 = 4 (28/7/67)

A
1 = 142 (10/7-14/9/65)
1,5-2,5 = 68 (28/7/67)

L
1 = 6 (9/8-26/8/65)
1 = 28 (13/7/67)
2-3,5 = 14 (13/7/67)

II
GNI
2 = 28 (14/7-28/8/65)
1,5 = 16 (26/7-31/8/67)
4 = 14 (11/7-18/7/67)
1,5 = 16 (18/7-21/8 et 18/9/68)
4 = 8 (10/7-18/7/68)

1 = 84 (12/7-20/9/66)
2-4 = 10 (6/7 et 1/9/66)

I
GNI
1 = 48 (22/7-15/9/66)
2 = 32 (9/8-18/8/66)

GNM
1 = 16 (18/8/66)
2 = 24 (9/8/66)

G
1 = 136 (3/8-15/9/66)
2 = 256 (3/8-15/9/66)
1 = 96 (3/8-6/9/65)
1,5-2,5 = 342 (24/7-2/10/68)
3-4 = 8 (18/7-1/8/68)

Procladius sp II est moins fréquent que *Procladius* sp I au Gourguet où il colonise essentiellement la zone de 0 à 2,5 m de profondeur avec des densités d'éclosions variant de 7,6 à 27,5 % du peuplement.

En 1967, au lac Inférieur d'Estibère il représentait 5,7 % des émergences de Chironomides ($p < 2$ m) et 4,5 % au lac d'Anglade ($p < 1$ m). Au lac de Port-Bielh il peut vivre jusqu'à —19 m, mais c'est dans la zone littorale qu'il est le plus abondant avec, en 1966, 5,3 % des émergences totales du piège placé à —3 m et en 1968 17,8 % du piège situé à —1,5 m.

Sa période de vol s'étale du 14 juillet au 2 octobre.

Procladius sp. III

I
GNI
1 = 80 (12/7-7/9/66)
2 = 808 (7/7-1/9/66)

GNM
1 = 16 (22/7-9/8/66)
2 = 28 (12/7-1/9/66)
3 = 108 (22/7-24/8/66)

G
1 = 148 (23/7-17/8/66)
2 = 52 (2/8-17/8/66)
1,5-2,5 = 38 (18/7-29/8/68)
4 = 4 (21/8/68)

V
0,5-0,8 = 1 000 (14/7-27/8/65)
0,5-0,8 = 396 (13/7-30/8/66)

Procladius sp III, moins largement répandu que les deux précédents est confiné dans le vallon de Port-Bich avec de fortes densités au Gourg Nère Inférieur I et au lac Vert où il représente respectivement 20,6 % et 17 % de la population de Chironomides.

Il a également été récolté au Gourguet où ses émergences, en 1966, représentent 8 % à —1 m, 5,6 % à —2 m des émergences totales et en 1968 seulement 1,8 % à —1,5 m et 1,3 % à —2,5 m, profondeur qu'il ne paraît pas dépasser dans ce lac ou très rarement.

Sa période de vol s'étale du début juillet au début septembre.

Macropelopia nebulosa (Meigen 1804).

♀ = 12 (16/7/65)

V
0,5 = 4 (11/8/65)
0,5 = 6 (18/8-30/8/66)
0,5 = 26 (30/9-19/10/66)

GNI I
1 = 4 (22/7 et 30/9/66)
2 = 4 (7/7/66)

GNI II
4 = 4 (10/7/68)

G
1 = 2 (3/8/66)

Si les adultes sont peu fréquents dans les pièges, de nombreuses larves et nymphes ont été récoltées au filet troubleau dans les sédiments de coloration brunâtre, riches en matière organique, déposés par les émissaires du lac Long et du lac Vert.

Selon Fittkau (1962 : 119-120), la larve polyoxybionte et moyennement sténotherme d'eau froide vit dans les ruisseaux des Mittelgebirge et également dans la zone peu profonde des lacs alpins et subalpins. Elle représente 13,5 % du peuplement en Chironomides d'un lac des Hauts-Tatras, le lac Hincovo (1 965 m), dont elle ne franchit pas la profondeur de —4 m. *M. nebulosa* a été récoltée en abondance au lac de Rotelsch (2 003 m) dans les Alpes suisses par Reiss (1968a : 120) et en moins grand nombre au Misurina-See dans les Dolomites. Cet auteur (1968 : 224) la signale dans le lac de Constance (Bodensee) jusqu'à une profondeur de 28 m.

Répartition : dans toute l'Europe, depuis la Laponie suédoise jusqu'au Sud des Alpes, en Grèce et en Italie (Calabre, Apennin) (Fittkau, loc. cit.).

France : Alsace (Gouin, 1935-36 : 189-190),
Pyrénées (Laville, 1966 : 206),
Jura (Verneaux, 1968 : 35),
Massif Central : lacs du Puy-de-Dôme (Verneaux, 1968a : 126),
Isère : mare artificielle (Serra-Tosio, 1970 : 50).

Macropelopia goetghebueri Kieffer 1918.

PB
1 = 142 (3/8-9/9/65)
3 = 116 (2/8-8/9/66)
5 = 8 (2/8-17/8/66)
3 = 16 (2/8-8/8/67)
1,5 = 44 (25/7-8/8/68)
2,5 = 40 (25/7-13/9/68)

A
1 = 4 (16/7/65)

I
0,5 = 60 (16/7-28/7/65)
1 = 144 (25/7/65)

L
1 = 46 (10/7-8/9/65)

V
0,5 = 24 (23/7-27/8/65)
0,5 = 6 (10/8-30/8/66)

I
GNI
1 = 32 (23/7-3/8/65)
1 = 44 (22/7-18/8/66)

II
GNI
1 = 16 (23/7-3/8/65)
1 = 68 (6/7-24/8/66)
1,5 = 4 (6/7/66)
1,5 = 4 (18/7/67)
4 = 8 (18/7/67)
4 = 4 (29/8/68)

GNM
1 = 64 (3/8-9/9/65)
2 = 44 (22/7-18/8/66)

G
1 = 12 (3/8-11/8/65)
1 = 20 (17/8-7/9/66)
2 = 16 (3/8-7/9/66)
4 = 8 (24/8/66)
2 = 118 (18/7-29/8/68)

Selon Fittkau (1962 : 127), cette espèce se rencontre essentiellement dans les sources et rivières de tourbières; ce n'est pas le cas dans le Massif du Néouvielle. En effet, les pH des eaux où vivent ses larves varient en moyenne entre 7 et 8,5 pendant l'été (Capblancq et Laville 1968 : 303-304). D'autres composantes que le pH agissent vraisemblablement sur la répartition de cette espèce.

Sa fréquence au Gourguet (t° max. 14° C) où entre 1,5 et 2,5 m elle représente 8,6 % des éclosions ainsi qu'au lac de Port-Bielh

avec 6,6 % des éclosions entre 1 et 3 m confirme le caractère moyennement psychrosténotherme de sa larve.

La période de vol maxima s'étend du 15 juillet au 15 août et les éclosions qui peuvent se prolonger jusqu'à la moitié du mois de septembre ont lieu entre 10° C et 14° C.

Elle se révèle beaucoup plus fréquente que *M. nebulosa* dans les lacs de la zone alpine des Pyrénées où elle atteint souvent dans la zone littorale ($p < 3$ m) des densités supérieures à 100 ind./m^2.

Répartition : largement répandue en Europe où elle n'a jamais été récoltée en abondance (Fittkau, loc. cit. : 126).

France : Pyrénées (Fittkau, loc. cit.).

Apsectrotanypus trifascipennis (Zetterstedt 1838).

M = 5 ♂ 1 ♀ 6 E (10/7/65)
2 ♀ 2 E (25/7/65)
3 ♂ 4 ♀ 7 E (28/7/65)
4 ♂ 2 ♀ 6 E (10/8/65)
3 ♀ 2 E (21/8/65)

Cette espèce a été récoltée uniquement dans les zones de sédimentation sablo-vaseuse à courant lent des Méandres (2 050 m) toujours sursaturées en oxygène (115 %). Selon Fittkau (1962 : 149) *A. trifascipennis* possède une larve polyoxybionte et psychrosténotherme dont les exigences écologiques rappellent celles de *Macropelopia nebulosa*. Dans les Alpes de la région de Lunz elle peut coloniser des eaux relativement stagnantes dont les températures et les teneurs en oxygène sont comparables à celles des biotopes lotiques.

Répartition : largement répandue en Europe (Fittkau, loc. cit.).

France : Alpes, près de Grenoble (Fittkau, loc. cit.),
Pyrénées (Laville 1966 : 206),
Bas-Jura (Verneaux 1968 : 35),
Massif Central : lac Pavin (1 196 m) et son déversoir; lac Chauvet (1 166 m) (Verneaux 1968a : 126).

2.1.2. — Tribu des Pentaneurini.

Natarsia punctata (Fabricius 1805).

Méandres (Laville 1966 : 207).

C'est une espèce plutôt sténotherme d'eau froide à caractère crénophile avec une préférence pour les sources des tourbières (Fittkau 1962 : 162).

Répartition : espèce connue du Nord de l'Europe et en Europe Centrale dans les Mittelgebirge et les Alpes (Fittkau, loc. cit. : 161). Signalée également dans les Carpates (Albu 1967 : 16).

France : Pyrénées (Laville, loc. cit.),
Massif Central (Verneaux 1968a : 128).

Thienemannimyia leata (Meigen 1818).

M
1 = 1 ♀ 1 E (25/7/65)
1 ♀ 1 E (28/7/65)
1 ♂ 3 ♀ 5 E (10/8/65)

L
1 = 32 (29/7-4/8/67)

V
0,5 = 50 (23/7-18/8/66)

I
GNL
1 = 4 (26/7/66)
2 = 4 (9/8/66)

Les récoltes de cette espèce dans le lac Long sont localisées au débouché de sources froides dont la température maxima ne dépasse pas 5,5° C, ce qui crée vraisemblablement à cet endroit un micro-milieu. Reiss (1968a : 226) la considère également comme un élément allochtone du Bodensee.

L'écologie de cette espèce assez peu répandue est comparable à celle de *T. geijskesi* Goetgh. : elle est rhéobionte et sténotherme d'eau froide (Fittkau 1962 : 180).

Dans le Massif du Néouvielle elle a pu coloniser des milieux intermédiaires tels que des lacs peu profonds comme le Gourg de Nère Inférieur I et le lac Vert traversés par un courant plus ou moins lent, ou des cours d'eau de hauts-plateaux qui s'étirent en méandres comme celui du cirque inférieur d'Estibère ménageant dans ses anses des zones calmes à dépôts sablo-vaseux importants.

Répartition : Allemagne (Mittelgebirge), Autriche, France (Rhône près Lyon) (Fittkau, loc. cit.), Carpates roumaines (Albu 1967 : 2) ; Pyrénées (Laville 1966 : 207).

Thienemannimyia geijskesi (Goetghebuer 1934).

M = 1 N ♀ (10/7/65)

C'est, selon Fittkau (1962 : 187), un habitant typique des endroits sablo-vaseux calmes des cours d'eau froids de la zone supérieure à truites des Mittelgebirge. Elle a été récoltée par Verneaux (1968a : 35) dans une rivière du Bas-Jura, les Doulonnes, dont la température moyenne est de 9° C et que l'auteur considère comme un « épirhithron topographique ». Elle n'a été qu'une seule fois signalée par Reiss (1968a : 120) en faciès lénitique, dans un lac des Préalpes (Alpsee près Immestadt).

Répartition : essentiellement dans les massifs montagneux : Mittelgebirge, Alpes, Jura (Fittkau, loc. cit. : 186), Pyrénées (Laville 1966 : 207), Carpates roumaines (Albu 1968 : 540).

* **Thienemannimyia northumbrica (Edwards 1929).**
(nec *Thienemannimyia vitellina*, Laville 1966 : 207).

PB
1 = 2 (15/9/65)
3 = 8 (25/8-8/9/66)
5 = 268 (17/8-8/9/66)
8 = 4 (25/8/66)
7 = 4 (24/8/67)
1,5 = 8 (5/9/68)

S
0,5 = 4 (21/8/65)

II
GNI
1 = 4 (18/8/66)
4 = 4 (18/7/67)

G
1 = 44 (3/8-15/9/65)
1 = 300 (3/8-7/9/66)
2 = 8 (17/8-1/9/66)

T. northumbrica présente sa plus forte densité dans les deux lacs les plus froids, soit 15 % des éclosions au lac du Gourguet entre 0 et —1,5 m et 3,6 % de celles de la zone de 0 à —5 m du lac de Port-Bielh. Aussi, comme d'ailleurs toutes les espèces du genre *Thienemannimyia*, peut-on la considérer comme sténotherme d'eau froide. Au Gourg Nère Inférieur II et au Lac Supérieur de Bastanet (= Bastan supérieur : Laville 1966 : 207) la période de vol dure de juillet à la mi-septembre. En 1966 un décalage de 15 jours est apparu entre le début des éclosions du Gourguet à —1 m et celui du lac de Port-Bielh à —5 m (*fig.* 11) avec un optimum pour ces deux lacs compris entre 12° C et 13° C.

Répartition : connue jusqu'à présent seulement au Nord de l'Angleterre (Crag Lough dans le Northumberland, Malham Tarn dans le Yorkshire) et en Écosse dans l'île de Mull au Loch Ba (Fittkau 1962 : 190).

Espèce nouvelle pour la France et pour la zone 2 de la *Limnofauna Europaea* (Fittkau, Schlee et Reiss 1967 : 350).

Conchapelopia pallidula (Meigen 1818).

M = 1 ♂ (25/7/65)
= 4 ♂ 1 N ♀ 3 E (28/7/65)

Selon Fittkau (1962 : 241-242), cette espèce, typiquement rhéobionte et sténotherme d'eau froide, est caractéristique de la biocénose des mousses de cours d'eau des Mittelgebirge.

Répartition : largement répandue dans toute l'Europe.

France : Alsace (Fittkau, loc. cit.),
Pyrénées (Laville 1966 : 207),
Jura (Verneaux 1968 : 35),
Massif Central (Verneaux 1968a : 128).

Espagne : de nouveaux lieux de récoltes dans les massifs montagneux m'ont été communiqués par Bertrand (in litt.) :

Picos de Europa : Rio Sargues à las Portillas (1 365 m), province de Santander;

Chaîne Cantabrique : Rio Luna à San Emiliano (1 200 m), province de Léon;

Sierra Nevada : Río de Paterna (1 200-1 300 m), province de Almeria.

° **Zavrelimyia barbatipes (Kieffer 1911).**

L
1 = 4 (8/9/65)

GNM
2 = 16 (22/7/66)
3 = 12 (24/8-7/9/66)

G
1 = 6 (12/7-23/7/66)
2 = 24 (23/7/66)
3 = 4 (21/8/68)

Cette espèce, selon Fittkau (1962 : 305), fréquente le cours supérieur des ruisseaux proches des sources, dans des biotopes nettement lénitiques ou faiblement courants, riches en détritus.

Elle a été signalée pour la première fois en France par Gouin (1936 : 156) dans une source des Vosges au Mont Sainte-Odile (700 m) et dans un cours d'eau du Champ-de-Feu à 1 100 m d'altitude.

Dans les Alpes, Reiss (1968a : 120) la cite dans le Vilsalpsee (1 168 m) et dans le Säntis Bach (1 300 m).

Dans les Pyrénées, les récoltes obtenues par pièges immergés proviennent de deux petits lacs froids : le Gourg Nère Moyen et le Gourguet ainsi que de la zone bordière du lac Long où l'espèce se trouvait en compagnie de *Thienemannimyia laeta*.

La période de vol s'étend de la mi-juillet au début du mois de septembre.

Répartition : Allemagne, Tchécoslovaquie, France (Fittkau, loc. cit.), Alpes suisses et autrichiennes (Reiss, loc. cit.), Hongrie (Berczik 1968 : 15).

Espèce nouvelle pour la zone 2 de la *Limnofauna Europaea*.

Zavrelimyia melanura (Meigen 1818).

PB
1 = 6 (3/8-27/8/65)
5 = 16 (27/7-10/8/66)
8-11 = 276 (27/7-8/9/66)
11-13 = 520 (2/8-8/9/66)
3 = 12 (26/7-24/8/67)
6 = 36 (26/7-24/8/67)
7-11 = 376 (26/7-31/8/67)
14 = 4 (24/8-31/8/67)

2,5 = 20 (18/7-5/9/68)
7 = 368 (18/7-21/8/68)
10 = 400 (25/7-30/8/68)
11-13 = 260 (25/7-21/8/68)
13,5 = 112 (25/7-13/8/68)
15 = 4 (8/8/68)
17,5 = 4 (1/8/68)

M
1 = 4 (10/8/65)
I
1,5 = 4 (5/7/67)
A
1 = 4 (10/7/65)
L
1 = 4 (8/9/65)
1 = 4 (13/7/67)
3 = 4 (13/7/67)

V
0,5 = 32 (14/7-11/8/65)
0,5 = 26 (13/7-23/7/66)

II
GNI
1 = 8 (14/7-27/8/65)
2 = 24 (30/6-12/7/66)
4 = 16 (28/7-2/8/66)
1,5 = 92 (11/7/67)
4 = 64 (11/7/67)

GNM
2 = 72 (12/7-22/7/66)
3 = 8 (24/8-1/9/66)
G
1 = 4 (26/7/66)

Gourg de Rabas (2 397 m) = 14 ♂, 1 ♀ (29/7/67) : en vol.

Z. melanura se rencontre dans la plupart des milieux prospectés, mais essentiellement au lac de Port-Bielh dont elle est un des quatre Chironomides dominants de la zone littori-profonde. Elle y vit jusqu'à —19 m et atteint sa plus forte densité entre —9 et —13 m où 890 larves/m² ont été dénombrées le 4 juillet 1968 avant le début des éclosions évaluées la même année à 15,3 % des éclosions totales soit 73 % de celles des Tanypodinae.

Selon Fittkau (1962 : 308), c'est une espèce psychrosténotherme qui, en Europe moyenne, vit de préférence dans les sources (crénon). Son abondance au lac de Port-Bielh où le maximum des éclosions est atteint lorsque la température de l'eau se situe entre 8,5° C et 10,5° C, montre qu'elle peut coloniser les lacs froids de la zone alpine inférieure. Reiss (1968a : 120) la signale aussi dans trois lacs de la zone subalpine des Alpes tyroliennes : Plansee (976 m), Haldensee (1 000 m), Vilsalpsee (1 168 m) ; elle est vraisemblablement très fréquente au Misurina-See (1 756 m) (sub. Z. sp.) dans les Dolomites.

La période de vol des imagos s'étend de juillet au début du mois de septembre. Au lac de Port-Bielh (*fig.* 11 et 19), les éclosions les plus nombreuses se situent entre le 25 juillet et le 20 août ; on observe un décalage de 8 à 15 jours entre les pièges de —7 - —8 m et ceux de —13 m.

Répartition : Laponie suédoise (?), Suède centrale et méridionale, Allemagne (Mittelgebirge; Forêt Noire), Suisse (Parc National), Alpes autrichiennes, France (Alpes du Dauphiné) (Fittkau, loc. cit.), Écosse (Morgan et Waddel 1960 : 62).

*** Paramerina divisa (Walker 1856).**

M = 1 ♂ 1 ♀ (25/7/65)
1 ♂ (28/7/65)

Écologie et répartition : cette espèce est considérée par Fittkau (1962 : 333) comme polyoxybionte et psychrosténotherme; les larves vivent dans les eaux courantes des Mittelgebirge et, en Suède, dans la zone littorale du lac Erken, modérément eutrophe, et des lacs oligothrophes du Smâland. Elle est connue du centre de l'Europe, la limite septentrionale de son aire de répartition se situant en Suède centrale.

Espèce nouvelle pour la France et pour la zone 2 de la *Limnofauna Europaea*.

*** Trissopelopia longimana (Staeger 1838).**

M = nombreuses N, E N (30/6/64, filet à drift).

Selon Fittkau (1962 : 364), espèce sténotherme d'eau froide polyoxybionte qui, en Europe centrale, vit dans les cours d'eaux et les sources des régions montagneuses; en Espagne elle a été récoltée par Bertrand dans un torrent subalpin des Pyrénées : le Rio Caldares (1 690 m) et également dans la chaîne Cantabrique aux Picos de Europa.

Dans les Alpes bavaroises elle est signalée par Thienemann (1936 : 177, sub. *T. hieroglyphica*) comme vivant sur les surfaces hygropétriques du Eibsee (973 m).

Répartition : Sud de la Suède, Danemark ?, Allemagne, Belgique, Angleterre, Espagne (Fittkau, loc. cit.).

Espèce nouvelle pour la Faune de France et les Pyrénées françaises.

Nilotanypus dubius (Meigen 1804).

PB = 1 ♂ (27/8/65) : en vol.
M = 1 N ♀ (28/7/65) Déversoir GNIII = 3 ♂ (27/8/65) : en vol.

Écologie et répartition : c'est une espèce rhéobionte, psychrosténotherme, polyoxybionte, connue des régions montagneuses d'Angleterre, de Belgique, d'Allemagne, d'Autriche, du Nord et du Centre de la Suède (Fittkau 1962 : 413). Elle a été signalée également de la Chaîne des Carpates (Albu 1967 : 2; Kownacka 1968 : 346) et dans les Pyrénées centrales (Laville 1966 : 208).

Ablabesmyia longistyla Fittkau 1962).

PB
1 = 322 (3/8-6/10/65)
3-8 = 48 (10/8-8/9/66)
3 = 84 (18/8-13/9/67)
6-8 = 8 (31/8-13/9/67)
1,5 = 116 (1/8-5/9/68)
2,5 = 244 (8/8-13/9/68)
7 = 68 (8/8-13/9/68)
10 = 8 (21/8-5/9/68)

A
0,7 = 124 (25/7-8/9/65)
1 = 264 (25/7-26/8/65)
1,5 = 40 (18/8-30/8/67)
2,5 = 8 (4/8-18/8/67)

L
2,5 = 8 (4/8-18/8/67)

I
GNI
1 = 312 (3/8-9/9/65)
1 = 204 (2/8-7/9/66)
2 = 32 (22/7-7/9/66)

II
GNI
1 = 432 (14/7-24/9/63)
1 = 688 (12/7-1/9/66)
1,5-2 = 1 004 (22/7-1/9/66)
4 = 1 032 (12/7-15/9/66)
1,5 = 1 508 (18/7-7/9/67)
4 = 767 (18/7-13/9/67)
1,5 = 1 156 (10/7-5/9/68)
4 = 639 (18/7-12/9/68)

GNM
1 = 540 (23/7-9/9/65)
1 = 480 (2/8-1/9/66)
2-3 = 96 (2/8-7/9/66)

G
1 = 20 (17/8-7/9/66)
2 = 8 (3/8-7/9/66)
2 = 4 (7/8-13/8/68)

A. longistyla est surtout fréquente dans les lacs du vallon de l'Oule situés au-dessus de la limite du pin à crochets *(Pinus uncinata)* vers 2 100 m d'altitude. C'est la forme dominante du Gour Nère Inférieur II où les 1 220 ind./m² représentent 36,6 % du peuplement chironomidien. On la rencontre au lac de Port-Bielh jusqu'à —13 m en plus grande abondance que *Ablabesmyia monilis* (L.) et avec des densités maximales de 100 et 300 ind./m² entre —1 et —3 m. L'optimum des éclosions se situe entre 14° C et 16° C et la période de vol s'étend de la mi-juillet à la mi-septembre.

Dans les Alpes, sa limite altitudinale se situe actuellement au Plansee/Tyrol à 976 m (Reiss 1968a : 120). Mothes (1966 : 21) l'a rencontrée de façon plus fréquente que *A. monilis* dans des lacs eutrophes du Brandebourg, ce qui l'amène à penser que des facteurs autres que la température et la teneur en oxygène régissent son écologie. En Camargue, les larves peuvent persister dans des milieux dont la chlorosité (teneur en Cl^-) ne dépasse pas 1,5 g/l (Tourenq in litt.).

Répartition : Allemagne, Autriche (Fittkau 1962 : 436; Reiss 1968 :227), Roumanie (Albu 1966 : 145), Pyrénées (Laville 1966 : 208), Camargue (Laville et Tourenq 1968 ; 77).

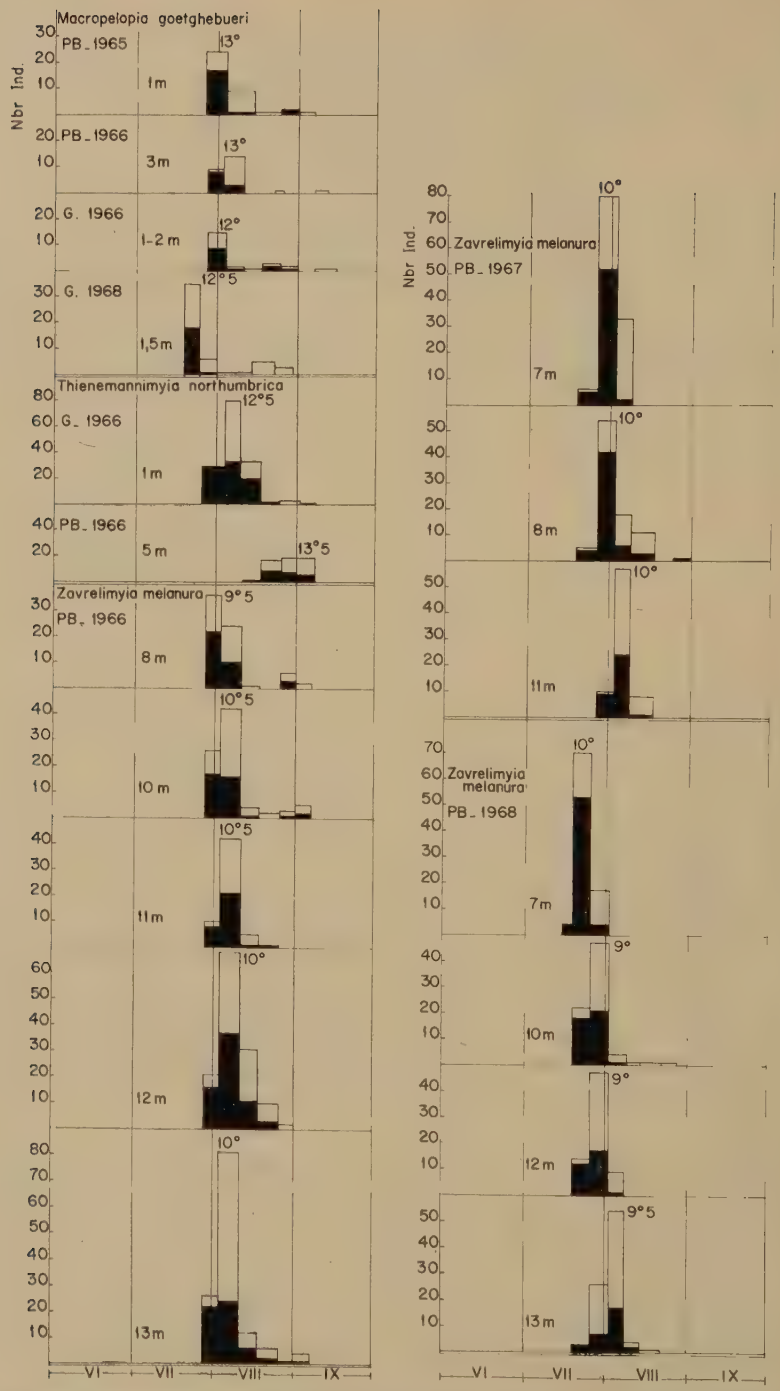


FIG. 11. — Diagramme des émergences de *Macropelopia goetghebueri*, *Thienemannimyia northumbrica*, *Zavrelimyia melanura* dans différentes stations du massif de Néouvielle. Les nombres correspondant à la surface d'un piège (S = 0,25 m²).

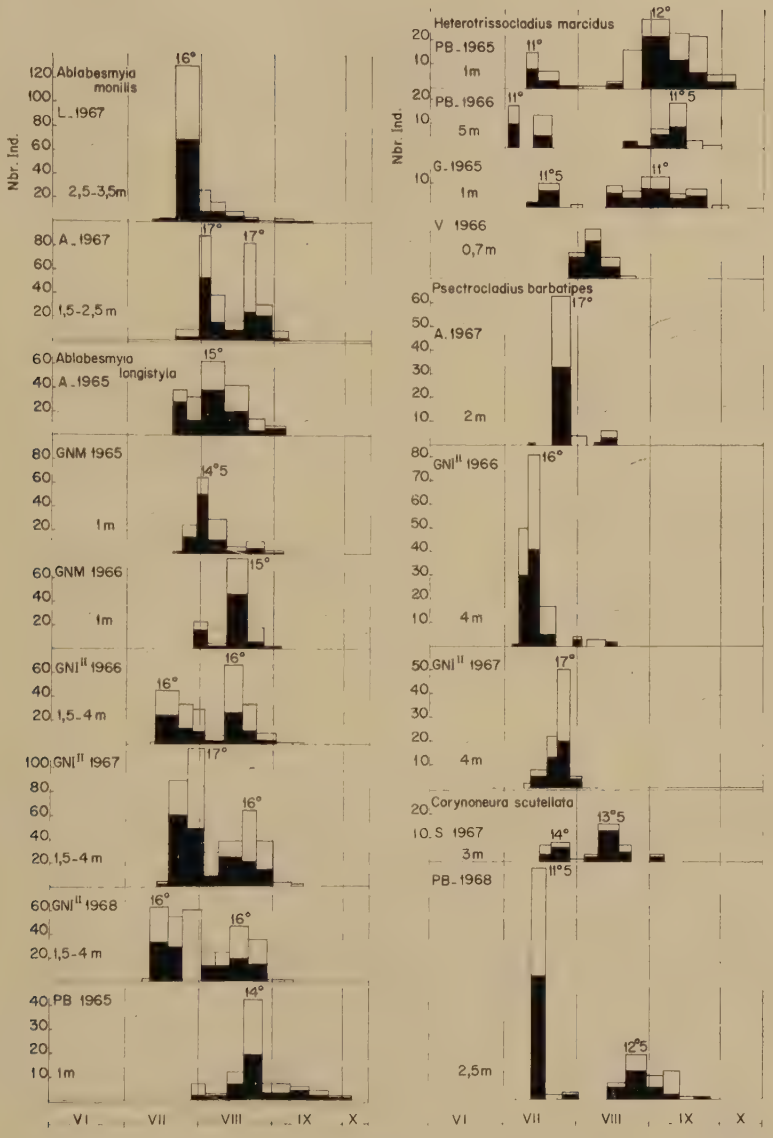


FIG. 12. — Diagramme des émergences de *Ablabesmyia monilis, Ablabesmyia longistyla, Heterotrissocladius marcidus, Psectrocladius barbatipes, Corynoneura scutellata* dans différentes stations du massif de Néouvielle. Les nombres correspondent à la surface d'un piège (S = 0,25 m²).

Ablabesmyia monilis (Linné 1785).

PB
3 = 4 (8/9/66)
5 = 12 (8/9-20/9/66)
8 = 20 (8/9/66)
10 = 4 (8/9/66)
3 = 12 (18/8-7/9/67)
6 = 12 (31/8-7/9/67)
8 = 32 (31/8-13/9/67)
11 = 4 (13/9/67)
13 = 4 (13/9/67)
1,5 = 36 (5/9/68)
2,5 = 8 (5/9-18/9/68)
7 = 16 (5/9-18/9/68)
10 = 8 (5/9-13/9/68)
12 = 6 (5/9/68)

M
1 = 1 ♂ (25/7/65)

I
0,5 = 20 (10/8-26/8/65)
1,5 = 64 (28/7-22/9/65)
1,5 = 128 (4/8-30/8/67)
2 = 40 (4/8-30/8/67)
4 = 0 (1967)

A
1 = 16 (28/7-26/8/65)
1,5 = 200 (4/8-8/9/67)
2,5 = 280 (28/7-30/8/67)

L
1 = 20 (25/7-9/8/65)
1 = 216 (20/7-21/9/67)
3 = 206 (13/7-21/9/67)

S
1 = 0 (1965)
2 = 12 (8/8/67)
3,5 = 4 (8/8/67)

V
0,5 = 0 (1965)
0,5 = 4 (11/8/67)

I
GNI
1 = 8 (11/8/65)
1 = 0 (1966)
2 = 0 (1966)

II
GNI
4 = 80 (22/7/66)
4 = 42 (26/7-19/8/67)
4 = 4 (24/7-1/8/68)
GNM
3 = 28 (2/8-18/8/66)

Cette espèce est fréquente dans les lacs du vallon d'Estibère depuis le lac Inférieur jusqu'au lac Long, avec des densités d'éclosions variant entre 70 et 200 ind./m². Au lac d'Anglade elle représente 8,8 % du peuplement en Chironomides et prédomine dans la zone profonde (1,5 - 3,2 m) alors que *A. longistyla*, avec qui elle coexiste, présente sa plus forte densité dans la zone côtière de 0 à —1,5 m. L'optimum des éclosions se situe entre 16° C et 17,5° C et la durée de la période de vol des imagos est comparable à celle de *A. longistyla* (*fig.* 12).

En Camargue, la larve peut supporter des chlorosités supérieures à celles acceptées par *A. longistyla* et qui atteignent jusqu'à 4 g/l (Tourenq in litt.).

Dans les Alpes du Tyrol elle a été récoltée jusqu'au Vilsalpsee (1 168 m) par Reiss (1968a : 120).

Selon Fittkau (1962 : 438-440), les larves paraissent relativement euroxybiontes et colonisent de préférence les milieux stagnants les plus vastes ainsi que les zones calmes du Potamon.

Répartition : fréquente depuis le Nord de la Scandinavie, au-dessous de la limite de la forêt, jusqu'au Sud de l'Europe (Fittkau, loc. cit.).

France : depuis la révision systématique de Fittkau elle est signalée dans des marais légèrement saumâtres de Camargue (Laville et Tourenq 1968 : 74), dans une rivière de plaine du Jura (Verneaux 1968 : 35), dans les lacs Pavin (1 196 m), Chauvet (1 166 m), Montcineyre (1 174 m) et dans le cours moyen et inférieur de la Couze Pavin, dans le Massif Central (Verneaux 1968a : 127).

2.2. — **Sous-famille des Orthocladiinae.**

2.2.1. — Tribu des Diamesini.

Pseudodiamesa nivosa (Goetghebuer 1928).

Tourbière Despax (2 150 m) : 1 ♂ (10/5/65)
(Laville 1966 : 209).

« Espèce typiquement boréalpine, à très vaste répartition dans l'ancien monde » (Serra-Tosio 1964 : 32).

France : lac des Gypsières (Savoie) 2 500 m; lac du Milieu (Grandes Rousses) 2 678 m (Serra-Tosio, loc. cit.).

Espagne : Pyrénées : lac Paderne (Maladetta) 2 124 m; Sierra Nevada (2 690 m) Bertrand (1956 : 93-94).

2.2.2. — Tribu des Orthocladiini.

Prodiamesa olivacea (Meigen 1818).

V = 3 ♂ (29/6/65)
= 1 ♀ (13/7/66)

C'est une espèce euryèce et eurytope des eaux stagnantes ou légèrement courantes (Thienemann 1944 : 625). Elle a été récoltée dans les pièges placés au-dessus des dépôts sablo-vaseux riches en détritus organiques du lac Vert (2 100 m). Reiss (1968a : 120) l'a récoltée à 1 756 m dans un lac des Alpes dolomitiques, le Misudina See, et dans une mare voisine.

Répartition : connue en Europe depuis la Laponie suédoise et les Iles Färoe jusqu'à la Russie et l'Espagne et également en Amérique du Nord (Brundin 1949 : 718; Saether 1968 : 460).

France : Cher : rivière la Sauldre à Brinon (Bertrand 1952 : 319); Pyrénées (Laville 1966 : 210); Massif Central : lacs Montcineyre et Chauvet et déversoir du lac Pavin entre 1 100 m et 1 300 m d'altitude (Verneaux 1968a : 122).

Espagne : connue des massifs montagneux : Pyrénées, Chaîne Cantabrique, Picos de Europa (Bertrand 1952 : 315; 1956 : 94).

Heterotrissocladius marcidus (Walker 1856).

PB
1 = 516 (14/7-6/10/65)
3 = 24 (12/7-22/7 et 20/9/66)
5 = 184 (6/7-22/7 et 25/8-30/9/66)
3 = 128 (11/7-2/8 et 7/9/67)
6-8 = 12 (11/7-26/7 et 7/9/67)
2,5 = 48 (11/7-18/7 et 5/9/68)
7 = 28 (11/7-1/8 et 18/9/68)

M
1 = 12 (10/7/65)

L
1 = 12 (26/8-8/9/65)
1 = 20 (20/7-10/8/67)

V
0,5 = 72 (11/8-15/9/65)
0,5 = 160 (3/8-25/8/66)

G
1 = 228 (14/7-6/10/65)
1 = 130 (7/7-20/10/66)
2 = 32 (24/8-15/9/66)

GNI^{II}
1 = 58 (29/6-14/7 et 24/9/65)
1,5 = 4 (6/7/66)

GNI^{I}
1 = 20 (12/7-26/7 et 1/9-30/9/66)
2,5 = 16 (7/7-18/8/66)

GNM = 16 (7/7-2/8 et 29/9/66)

H. marcidus peut se rencontrer en biotope légèrement lotique comme le lac Vert ou les Méandres mais il colonise de préférence la zone « littorale » des lacs les plus froids : au Gourguet c'est l'Orthocladiinae dominant tout en ne représentant seulement que 4,4 % du peuplement des Chironomides. Au lac de Port-Bielh il descend jusqu'à —13 —14 m; sa densité de 16,4 % entre —1 et —5 m en fait une des espèces dominantes de cette zone. La période des éclosions dure trois mois et s'étend du dégel à la fin du mois de septembre ou au début du mois d'octobre, suivant les années; il existe deux maxima apparents dont le second est le plus important (*fig.* 12).

Cette espèce est bivoltine dans les lacs oligotrophes du Sud de la Suède (Brundin 1949 : 706) et dans le lac de Constance (Reiss 1968 : 232), avec une génération de printemps et une autre d'automne.

Dans les Hauts-Tatras, elle est très fréquente entre 1 300 et 2 150 m d'altitude, aussi bien dans des lacs et des mares que dans des ruiseaux et des sources (Zavrel 1937 : 490).

Berczick (1968 : 19) la signale dans une rivière froide de Hongrie dont la température ne dépasse jamais 13,8° C et Verneaux (1968 : 35) dans une rivière du Jura où elle persiste tant

que la température ne dépasse pas 15° C. Lehmann (1971 : 484) l'a récoltée dans la source de la rivière Fulda. Au lac de Port-Bielh, les éclosions peuvent débuter lorsque le lac atteint 7° C et l'optimum se situe entre 11° C et 12,5° C. L'absence de cette espèce dans les lacs Inférieur et d'Anglade qui sont soumis au réchauffement le plus important est un argument supplémentaire en faveur du caractère psychrosténotherme de sa larve. Ce fait se confirme lorsque l'on sait qu'il s'agit de l'espèce d'Orthocladiinae qui domine dans deux lacs des Alpes, le Vorderer Finstertaler See (2 237 m) et le Hinterer Finstertaler See (2 256 m), dont la température n'excède jamais 12° C en été (Pechlaner 1970 : 344).

Répartition : depuis l'Islande et la Laponie suédoise jusqu'aux Alpes (Brundin 1949 : 706), Pyrénées (Laville 1966 : 210), Pologne (Kownacki et Kownacka 1965 : 35), Norvège (Saether 1967 : 106), Amérique du Nord (Saether 1969 : 45).

*** Eukiefferiella devonica Edwards 1929.**

Déversoir GNI^{III} : 3 ♂ (27/8/65) : en vol.

Comme la plupart des espèces du genre *Eukiefferiella*, la larve, rhéophile, vit dans les ruisseaux et torrents de montagne. Lehmann (1971 : 482) la signale vivant dans des mousses en courant fort de la rivière Fulda.

Répartition : Norvège, Laponie suédoise, Finlande, Angleterre, Irlande, Belgique, Autriche (Lunz), Allemagne (Haute Bavière, Partenkirchen), Tchécoslovaquie (Thienemann 1941 : 183; Brundin 1956 : 1956 : 90; Saether 1968 : 461). Connue jusqu'à l'île de Madère dans les Monts Ariero à 1 300 m d'altitude (Freeman 1959 : 120).

Espèce nouvelle pour la faune de France.

Synorthocladius semivirens (Kieffer 1909).

PB
1 = 14 (23/7/65)
1 = 4 (24/9/65)

I
1 = 32 (10/7-16/7/65)

L
0,5 = 8 (29/6/65)

S
3,5 = 8 (28/7/67)

GNI
1 = 96 (14/7/65)
1 = 4 (24/9/65)

GNM
1 = 4 (14/7/65)

G
1 = 8 (14/7-23/7/65)
1 = 12 (23/7-26/7/66)
1 = 4 (15/9/66)

Cette espèce vit dans les eaux courantes mais peut également se rencontrer dans la zone littorale des lacs (Thienemann 1941 : 179). Capturé dans les milieux les plus froids que nous ayons prospectés, *S. semivirens* ne dépasse jamais 1 m de profondeur sauf au lac Supérieur où nous avons obtenu une imago ♂ et une imago ♀ dans un piège placé à —3,5 m.

La plus grande partie des récoltes a été effectuée pendant la deuxième quinzaine de juillet. Toutefois quelques éclosions, plus tardives, se manifestent encore au cours de la deuxième moitié de septembre.

Dans les Alpes, la station en faciès lénitique la plus élevée se situe à 780 m d'altitude au Forgensee, lac des Préalpes du Nord (Reiss 1968a : 120). Abondante dans le Potamon de la rivière Fulda, Lehmann (1971 : 490) la considère comme une espèce relativement eurytherme.

Répartition : Suède, Danemark, Lettonie, Iles Britanniques, France, Allemagne jusqu'aux Alpes (Brundin 1949 : 727), Iles de Madère (Freeman 1957 : 120), Carpates roumaines (Albu 1966 : 194), Hongrie (Berczik 1968 : 23), Norvège ?, Pologne, U.S.A. (Saether 1968 : 463), Canada (Saether 1969 : 53).

France : Alpes : source de la Lutinière près de Sassenage (Isère) (Dorier 1933 : 195-198, sub. *Orthocladius* (*Dactylocladius*) *tripilatus* Edw.).

Pyrénées-Orientales : étang Bleu de la Têt (2 455 m) ; étang Llose de la Têt (2 295 m) ; étang de Soubirans (2 309 m) (Bertrand 1950b : 347; 1953 : 77).

*** Orthocladius (Eudactylocladius) obtexens Brundin 1956.**

GNM
1 = 1 ♂ 1 E (6/10/65)

Cet *Orthocladius* a été récolté dans un piège placé au débouché d'une source froide dans la partie occidentale du Gourg Nère Moyen. C'est vraisemblablement un élément allochtone.

Reiss (1968 : 233) signale que la larve vit dans les couvertures d'algues et de mousses d'une source à courant rapide qui se jette dans la Bodensee. Selon Berczick (1968 : 19) elle aurait un préférendum pour les milieux froids mais ne serait pas sténotherme stricte.

Répartition : de la Laponie jusqu'au Sud de la Suède (Brundin 1956 : 99) ; Alpes (Reiss, loc. cit.) ; Hongrie (Berczick ,loc. cit.,) ; Tchécoslovaquie (Lehmann 1971 : 485).

Espèce signalée pour la première fois en France.

° **Orthocladius (Euorthocladius) frigidus (Zetterstedt 1852).**

M = 1 ♂ 1 ♀ 2 E (9/10/65)

Cette espèce vit dans les torrents rapides de haute et moyenne montagne (Thienemann 1944 : 649). Dittmar (1955 : 482) la considère comme rhéobionte et moyennement sténotherme d'eau froide.

Répartition : en Europe, de la zone Arctique jusqu'aux Alpes et d'Angleterre jusqu'en Tchécoslovaquie. Connue également du Groenland, du détroit d'Hudson et du Japon ? (Thiennemann 1941 : 149; 1944 : 649; 1950 : 135; Saether 1968 : 463; Lehmann 1971 : 487). Sa limite méridionale se situe actuellement au Sud de l'Espagne dans la Sierra Nevada (Laville 1970 : 22).

France : Massif Central (Verneaux 1968a : 123).

Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

° **Syncricotopus nivalis (Goetghebuer 1938).**

PB : 19 ♂ (27/8/65) en vol :

près de la source froide à l'extrémité orientale du lac.

Il s'agit d'une forme boréoalpine avec présence relicte dans les Mittelgebirge centrales et occidentales où, selon Fittkau (1954 : 27), la larve vit dans des sources particulièrement froides de haute altitude.

Répartition : Laponie suédoise, Norvège, Mittelgebirge (Rhön, Sauerland, Forêt Noire : Feldberg 1 450 m); Alpes, Angleterre ? (Brundin 1956 : 108; Saether 1968 : 465; Lehmann 1971 : 489); Laponie finlandaise (Wülker 1958 : 809); Espagne (Sierra Nevada 2 200-2 550 m) (Laville 1970 : 22).

France : Massif Central : 1 300 m (Verneaux 1968a : 127).

Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

Cricotopus alpestris Goetghebuer 1941.

M = 31 ♂ 16 N ♂ 19 ♀ 17 N ♀ (10/7/65)
= 2 N ♂ (10/8/65)

C'est une espèce de Rhithron et du Potamon (Fittkau, Schlee et Reiss 1967 : 353).

Répartition : Alpes orientales : Lunz, Basse-Autriche, Tyrol jusqu'à 2 423 m (Thienemann 1950 : 124); Carpates roumaines (Albu 1966 : 196); Pyrénées (Bertrand 1950 : 12); Mittelgebirge centrales (Fittkau, Schlee et Reiss, loc. cit.); Espagne : Rio Guadalfeo (300 m), au pied de la Sierra Nevada (Laville 1970 : 22).

Cricotopus sylvestris (Fabricius 1794).

V
0,5 = 4 (24/9/65)
0,5 = 4 (15/9/66)

I
GNI = 8 (24/9/65)

La larve de cette espèce euryèce est fréquente dans la couverture algale des plantes des eaux courantes et stagnantes ou dans la vase riche en fibres végétales (Brundin 1949 : 701).

Elle a été capturée en abondance dans un lac des Alpes Tyroliennes, le Plansee, à 976 m d'altitude par Reiss (1968a : 121).

Répartition : Espèce cosmopolite connue de toute l'Europe, d'Afrique du Nord, d'Asie Mieure et des U.S.A. (Thienemann 1959 : 29).

France : Alsace et Lorraine (Gouin 135-36 : 187 et 189; 1936 : 167),
Camargue (Laville et Tourenq 1968 : 77),
Massif Central vers 1 174 m d'altitude (Verneaux 1968a : 123).

*** Cricotopus cf. pirifer n. sp. Hirvenoja.**

PB
8 = 4 (10/8/66)
10 = 12 (10/8-17/8/66)
11-12 = 24 (10/8-17/8/66)
13 = 16 (17/8/66)
6-11 = 12 (8/8-18/8/67)
7 = 4 (8/8/68)
10-11 = 104 (8/8-5/9/68)
12 = 308 (8/8-31/8/68)
13 = 104 (8/8-21/8/68)
14-15 = 14 (8/8-13/8/68)

I
GNI
1 = 4 (15/9/65)

Ce *Cricotopus*, très proche de *C. fuscus* (= *algarum* sensu Thienemann 1936 : 301) et de *C. algarum* (= *tendipedellus* sensu Thienemann, loc. cit.) est provisoirement nommé *pirifer* et considéré comme nouveau par Hirvenoja (in litt.).

Les larves colonisent de préférence la zone de 7 à 15 m de profondeur du lac de Port-Bielh avec, entre —9 et —13 m, une densité maxima qui représente 4 à 8 % du peuplement chironomidien. Cette espèce paraît, tout comme *Psectocladius sordidellus*, inféodée à la prairie de *Nitella flexilis*.

Ses éclosions se succèdent de début août jusqu'à la mi-septembre avec un maximum lors des quinze premiers jours du mois d'août.

L'espèce est également connue du Stechlinsee dans le Brandebourg (Hirvenoja, in litt.).

Des précisions sur sa taxonomie ainsi que des données complémentaires sur sa répartition et sur son écologie seront présentées dans la révision du genre *Cricotopus* que prépare actuellement M. Hirvenoja (Helsinski).

° **Cricotopus tricinctus (Meigen 1818).**

I
1,5 = 8 (9/9/67)

Les larves de ce *Cricotopus* minent les feuilles de *Potamogeton natans* (Thienemann et Harnisch 1933 : 10).

Répartition : Finno-Scandinavie, Angleterre, Belgique, France, Allemagne, Autriche, Italie, Amérique du Nord (Brundin 1949 : 701) ; Espagne (Laville et Tourenq 1968 : 78).

Espèce nouvelle pour la zone 2 de la *Limnofauna Europaea*.

° **Cricotopus trifasciatus (Panzer 1809).**

î
0,5 = 16 (9/8/67)
L
1 = 64 (20/7-29/7/67)

La larve de cette espèce mine les feuilles de plantes aquatiques (Goethebuer 1932 : 36). Dans les Alpes, Thienemann (1950 : 121) la signale au Lunzer Untersee (608 m).

Les imagos obtenues au lac Long proviennent d'un piège placé à la limite de la zone du *Sparganium affine*.

Répartition : en Europe, de la France à la Baltique et de la Scandinavie aux Alpes, elle n'est toutefois pas connue dans les régions arctiques ; Amérique du Nord, Java (Thienemann 1950 : 21) ; Italie (Marcuzzi 1949 : 186) ; Sud de l'Espagne (Laville et Tourenq 1968 : 78).

Espèce signalée pour la première fois dans les Pyrénées.

° **Rheocricotopus effusus (Walker 1856).**

PB
1 = 1 ♂ 1N ♂ 1 E (23/7/65)

Cette espèce a été récoltée au lac de Port-Bielh dans un piège de la zone côtière assez proche du déversoir d'une source froide, aussi peut-on considérer sa capture dans le lac comme accidentelle.

Écologie et répartition (Lehmann 1969 : 357 et 1971 : 489) :

Espèce rhéobionte et oxybionte connue surtout de sources ou de l'Epirhithron des cours d'eau des Mittelgebirge centrales. Capturée également dans les Alpes autrichiennes (Lunz, Partenkirchen), suisses (Schwägalp/Säntis), allemandes (rivière du Bodensee), françaises (Grenoble), en Roumanie et en Angleterre. Signalée une seule fois dans un lac du Tyrol : le Seebensee.

Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

*** Microcricotopus parvulus (Kieffer 1909).**

M = 9 ♂ 2 ♀ 1 N ♂ (10/7/67) : filet à drift.

Écologie : selon Fittkau et Lehmann (1970 : 398), les larves de cette espèce vivent sur les pierres et les plantes dans le Rhithron à courant rapide des cours d'eau des Mittelgebirge centrales.

Son absence dans les rivières de plaines du Nord de l'Allemagne indiquerait son caractère psychrosténotherme.

Dans les Pyrénées, elle colonise un cours d'eau de la zone subalpine (2 050 m).

Répartition : Allemagne (Lehmann 1971 : 484).

Espèce nouvelle pour la faune de France.

*** Psectrocladius (Mesopsectrocladius) barbatipes Kieffer 1923.**

P
2 = 28 (20/7-4/8/67)

A
1 = 42 (16/7-22/9/65)
1,5-2,5 = 285 (13/7-23/9/67)

L
1 = 4 (25/7/65)
2,5-3,5 = 144 (29/7-18/8/67)

S
2-3,5 = 68 (28/7-23/8/67)

I
GNI
1 = 12 (22/7/66)

II
GNI
1 = 4 (14/7/65)
1-2 = 16 (6/7-1/9/66)
4 = 632 (6/7-18/8/66)
1,5 = 40 (11/7-8/8/67)
4 = 332 (11/7-2/8/67)
1,5 = 16 (10/7-29/8/68)
4 = 148 (10/7-29/8/68)

L'imago ♂ est connue d'Autriche. Les exuvies de cette espèce ont été signalées par Thienemann (1939 : 3 sub. *P.* « *connectens* ») en Laponie suédoise près d'Abisko et dans un lac de Haute Bavière, le Pfrillensee am Eibsee (973 m). C'est un des Chironomides dominant du lac d'Anglade (14,5 % des éclosions totales). Cette espèce est également fréquente (10 % des éclosions) dans la partie profonde du Gourg Nère Inférieur II où elle paraît rencontrer les conditions écologiques les plus favorables. La période de vol s'étire presque sur trois mois avec un net maximum en juillet (*fig.* 12), lorsque la température des eaux se situe entre 16° C et 17,5 ° C. La larve paraît moins nettement psychrosténotherme que celle de *Psectrocadius barbimanus* (Edw.) qui fréquente des stations plus froides et avec qui elle est vicariante.

Psectrocladius (s. str.) barbimanus (Edwards 1929).

A
2,5 = 40 (20/7/67)

L
1 = 4 (16/7/65)
1 = 72 (13/7/67)
2,5-3,5 = 184 (13/7-20/7/67)

I
GNI
1 = 4 (2/7/65)
1 = 4 (7/7/66)

II
GNI
1 = 84 (29/6-11/7/67)

GNM
1 = 4 (7/7/66)

S
2-3,5 = 856 (20/7/67)

G
1 = 12 (3/8/65)
1 = 36 (23/7-3/8/66)
2 = 4 (3/8/66)
2,5-3,5 = 2 (18/7/68)

Comme nous l'avons précédemment souligné, cette espèce colonise essentiellement les milieux froids et atteint sa plus forte densité (13,6 % des éclosions) au lac Supérieur d'Estibère dont elle est un des Chironomides dominants. Aussi peut-on considérer sa larve comme nettement psychrosténotherme.

C'est une forme précoce dont la période de vol, pour le lac d'Anglade comme pour le lac Supérieur, se situe en juillet avec un maximum entre le 7 et le 21. On observe seulement une semaine de décalage dans le début des éclosions entre le lac Long où la fonte des glaces se situe au début juin et le lac Supérieur dont le dégel survient fin juin (Capblancq et Laville 1968 : 294).

Les récoltes antérieures dans la chaîne pyrénéenne proviennent également de lacs situés dans la zone subalpine ou alpine; il s'agit, dans les Pyrénées-Orientales, du réservoir des Bouillouses (2 000 m) et de l'étang d'Esparbe (2 115 m) (Bertrand 1951 : 377, sub. *Psectrocladius* sp. gr. *psilopterus*) et, dans les Pyrénées espagnoles, du lac de San Mauricio (1 895 m) et du lac de Llastra (2 410 m) (Bertrand 1956 : 93).

Répartition : Spitzberg, Laponie suédoise et finlandaise, Nord de la Norvège, Islande, Angleterre, Holstein, Alpes, Pyrénées (Wülker 1956 : 49; Hirvenoja 1967 : 55; Saether 1967 : 103), Amérique du Nord (Saether 1969 : 79). Avant sa récente découverte au Canada, cette espèce semblait avoir, en Europe, une répartition boréoalpine (Wülker 1956 : 56).

Psectrocladius (Allopsectrocladius) obvius (Walker 1856).

î = 1 ♂ 1 ♀ 1 E (9/10/65)
= 3 ♂ 1 ♀ (14/9/64) en vol

G = 7 ♂ (19/8/64) en vol
= 5 ♂ (19/8/64) en vol

L'imago ♂ est conforme à la variété décrite d'Écosse et du Pays de Galles par Edwards (1929 : 332), plus petite et plus claire avec le thorax clair, les bandes mésonotales noires bien séparées et le scutellum foncé. Les individus ♂ de la population pyrénéenne mesurent de 4,2 à 5,2 mm (n = 10) et la longueur de l'aile = 3 à 3,5 mm (n = 10); leur AR varie entre 1,8 et 2 (n = 5).

Cette forme est également connue de Laponie suédoise et il s'agirait peut-être, selon Brundin (1949 : 724), d'une espèce différente à répartition nordique (voire boréalpine).

Répartition : du Nord au Sud de l'Europe et île Akpatok dans le détroit d'Hudson (Brundin 1949 : 723).

France : les récoltes de Camargue et celles aussi des Marismas d'Espagne (Laville et Tourenq 1968 : 77-78) correspondent à la forme *obvius* typique. Alsace (Gouin 1935-36 : 189; 1936 : 171).

Psectrocladius octomaculatus Wülker 1956.

PB
1 = 6 (3/8-12/8/65)

M
1 = 1 E ♂ (10/8/65)
6 ♂ 4 N ♂ 3 ♀ 1 N ♀ 3 E (8/9/65)
1 ♂ 3 ♀ 1 N ♀ 1 E (22/9/65)

I
1,5 = 12 (29/6/65)
1,5 = 8 (5/7/67)

V
0,5 = 52 (14/7-27/8/65)
0,5 = 224 (5/7-15/9/66)

I
GNI
1 = 16 (14/7-24/9/65)
1 = 112 (12/7-15/9/66)

II
GNI
1 = 20 (15/9-24/9/65)
1 = 80 (30/6-28/7 et 7/9/66)
1,5-2 = 92 (30/6-2/8/66)
1,5 = 8 (18/7/67)
4 = 8 (11/7-26/7 et 13/9/67)

G
1 = 32 (11/8-26/8/65)
1 = 62 (12/7-24/8/66)
2 = 72 (9/8-24/8 et 15/9/66)
1,5 = 28 (11/7-13/8 et 2/10/68)
3,5 = 4 (21/8-2/10/68)

Cette espèce atteint sa densité maximum au lac Vert (9,6 % des éclosions) en faciès légèrement lotique, ainsi qu'au Gourg Nère Inférieur I (1,8 %) et au Gourguet (1,8 %), deux lacs au régime thermique froid assez comparables aux « Quellseen » des auteurs allemands.

Dans le massif de Néouvielle, sa répartition et sa fréquence dans les milieux peu profonds rappellent celles de *Heterotrissocladius marcidus*. En revanche elle est assez rare au lac de Port-Bielh où elle n'a jamais été récoltée au-delà de 2 m de profondeur.

La période d'éclosions dure presque trois mois avec un pic d'émergence variable suivant les stations : début juillet au Gourg Nère Inférieur II; fin juillet - début août au lac Vert; mi-août au Gourguet et Gourg Nère Inférieur I (*fig.* 13).

Dans le Nord de l'Europe, en Laponie suédoise et en Norvège, l'espèce vit dans des lacs ou dans des milieux aux amplitudes de température parfois importantes : plus au Sud (Alpes et Forêt Noire), le caractère sténotope des populations est plus marqué, l'espèce habitant les sources (Quellen) ou les lacs-sources (Quellseen) (Wülker 1956 : 56; 1958 : 809).

Répartition : dans les Alpes, Wülker (loc. cit.) la signale dans le Badersee (766 m) et le Schachensee (1 682 m), et Reiss (1968a : 120) dans l'Oberarsee (2 303 m). Les récoltes en Forêt-Noire et dans les Vosges s'échelonnent entre 900 m et 1 400 m; dans les

Pyrénées entre 2 050 m (Méandres) et 2 285 m d'altitude (lac de Port-Bielh). Précédemment signalée au lac d'Aumar (Laville 1966 : 210).

Psectrocladius sordidellus (Zetterstedt 1840).

PB
8 = 204 (27/7-10/8/66)
10 = 716 (2/8-10/8/66)
11 = 1 236 (27/7-10/8/66)
13 = 954 (27/7-10/8/66)
6 = 12 (8/8/67)
8 = 100 (2/8-8/8/67)
14 = 36 (8/8-18/8/67)
7 = 20 (25/7-1/8/68)
10 = 400 (25/7-21/8/68)
11 = 844 (25/7-13/8/68)
12 = 1 124 (25/7-8/8/68)
13,5 = 496 (25/7-13/8/68)
15 = 624 (25/7-13/8/68)
15,5 = 140 (1/8-13/8/68)
17,5 = 16 (1/8-8/8/68)
19 = 96 (1/8-13/8/68)

Reiss (1968 : 192) pense que *P. sordidellus* et *P. ventricosus* K. sont deux formes saisonnières de la même espèce. Au Bodensee, la nymphe de printemps, plus grande (L = 6-7 mm), compte un grand nombre de soies filamenteuses (45 - 62, M = 52 : n = 17) sur le segment anal *(P. ventricosus)* alors que la nymphe d'été, plus petite (L = 4 - 5 mm), montre un nombre de soies plus restreint (*P. sordidellus* : 31 - 46, M = 36 : n = 25).

Les exuvies et nymphes du lac de Port-Bielh ont une taille intermédiaire (5 - 5,5 mm) et un nombre de soies anales (32 - 48, M = 39 : n = 33) voisin de *P. sordidellus* du Bodensee, c'est-à-dire de la forme d'été. Toutefois le nombre moyen de soies légèrement supérieur dans la population pyrénéenne est vraisemblablement lié à la plus grande taille de l'exuvie nymphale. La population de *P. sordidellus* de San Pedro Alcantara, entre Malaga et Gibraltar, étudiée par Wülker (1956 : 37), montre un nombre moyen de soies inférieur (22 - 42, M = 32 : n = 177). Il semble que le nombre de soies varie en fonction de la température du milieu où se développe l'espèce, le plus grand nombre de soies correspondant aux températures les plus basses.

P. sordidellus est le Chironomide dominant du lac de Port-Bielh (36,4 % des éclosions) ; il vit dans la prairie de *Nitella flexilis* entre —7 et —19 m et la plus forte densité de ses éclosions (400 à 1 200 ind./m²) se situe entre —10 et —15 m. Sa densité larvaire varie de 29 % à 65 % de la population chironomidienne suivant la profondeur. Sa période de vol ne dure pas plus d'un mois avec le plus fort des éclosions situé à la fin juillet-début août (*fig.* 13) lorsque la température de l'eau du lac n'excède pas 8,5° C.

P. sordidellus est une espèce eurytope puisqu'on la rencontre

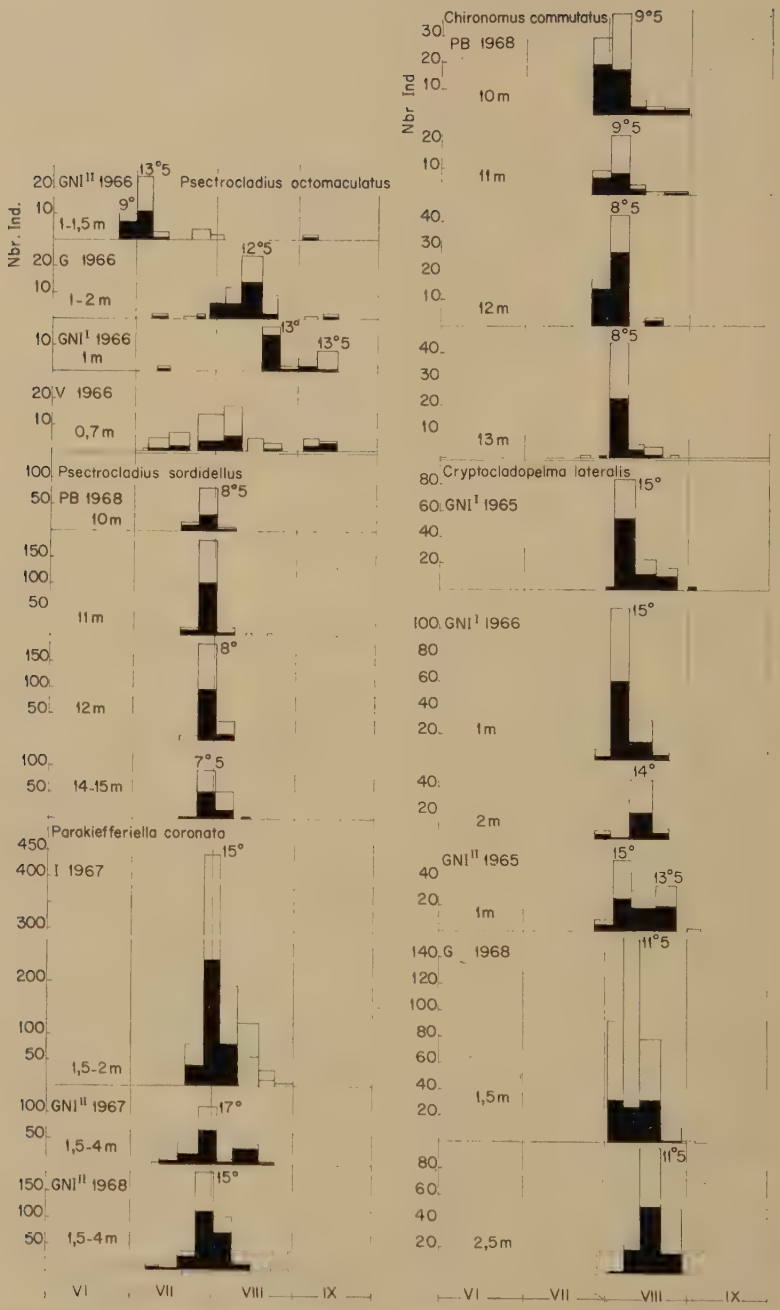


FIG. 13. — Diagramme des émergences de *Psectrocladius octomaculatus, Psectrocladius sordidellus, Parakiefferiella coronata, Chironomus commutatus, Cryptocladopelma lateralis* dans différentes stations du massif de Néouvielle. Les nombres correspondent à la surface d'un piège (S = 0,25 m²).

aussi bien en montagne jusqu'à 2 460 m d'altitude, qu'en plaine dans des petites pièces d'eau (mares, étangs) comme dans des grands lacs (Erken; Bodensee jusqu'à —10 m). Elle a été également récoltée dans des milieux saumâtres du Sud de l'Espagne (Wülker 1956 : 57).

Répartition : du Sud de l'Espagne au Sud de la Suède et de la Norvège (Wülker 1956 : 52-53; Berczick 1966 : 140; Albu 1966 : 146; Saether 1968 : 468; Sandberg 1969 : 133).

Pyrénées espagnoles : massif des Encantats : lacs Cubeso (2 350 m) et Morto (2 460 m) (Bertrand 1956 : 93).

France : Lorraine, étang à Montigny-lès-Metz (Gouin 1936 : 170 sub. *P. stratiotis* K.).

Golfe de Marseille : îlot de Planier (Goetghebuer et Timon David 1937 : 411).

*** Psectrocladius oligosetus Wülker 1956.**

I
1 = 6 (28/7-10/8/65)
1-2 = 28 (28/7-30/8/67)

A
1 = 64 (28/7-21/8/65)
mî = 12 (10/7/65)
mL = 4 (9/8/65)

Imago ♂ : 6 soies au vertex; AR = 1,4.

Imago ♀ : squama de l'aile à 25 soies.

Nymphe : L = 3,5 mm; 20 - 25 (n = 8) soies filamenteuses à chaque lobe anal. Ce sont autant de caractères qui correspondent à ceux décrits par Wülker (1956 : 22). Nous avons toutefois noté quelques variations morphologiques chez les spécimens pyrénéens : la pointe anale de l'hypopyge de l'imago ♂ est garnie de 8 à 11 soies (6 chez Wülker, loc. cit., *fig.* 8); les soies latérales 1 et 3 du VI[e] segment de la nymphe sont courtes et non filamenteuses, caractère signalé par Wülker (1956 : 21) chez certaines nymphes de *Psectrocladius edwardsi* Br. (mésoforme du groupe *limbatellus* Holmgr.). *P. oligosetus* correspond pour sa part à l'oligoforme du groupe *limbatellus* (Wülker 1956 : 8).

Le lac Inférieur et le lac d'Anglade, où nous avons récolté cette espèce le plus abondamment, sont deux lacs en voie de comblement par une tourbière à Sphaignes (Capblancq et Laville 1968 : 288); elle apparaît également dans des petites mares peu profondes marécageuses.

Elle est connue de lacs et d'étangs tourbières.

Répartition : boréoalpine : Laponie suédoise, Forêt Noire, Alpes (Wülker 1956 : 52 et 56; Reiss 1968a : 240).

Espèce nouvelle pour la France.

2.2.3. — Tribu des Metriocnemini.

° **Limnophyes minimus (Meigen 1818).**

PB : 2 ♂ (27/8/65) en vol.

Il s'agit d'une espèce au développement vraisemblablement terrestre, pouvant coloniser les biotopes humides du bord des lacs comme l'a montré Meuche (1939 : 482) qui l'a récoltée dans le périphyton de la zone à *Cladophora* des lacs du Holstein.

Répartition : Laponie, Finno-Scandinavie, Lettonie, Angleterre, Belgique, Hollande, France, Iles Canaries, Amérique du Nord (Thienemann 1941 : 149; Goetghebuer 1940-44 : 137); Açores et Madère (Freemann 1959 : 121); Espagne : Sierra Nevada (900 m) (Laville 1970 : 22); Roumanie (Albu 1966 : 146); Hongrie (Berczick 1966 : 140).

Espèce nouvelle pour la zone 2 de la *Limnofauna Europaea*.

* **Limnophyes smolandicus Brundin 1947.**

î = 1 ♂ (10/7/65) en vol
mî = 1 ♂ (10/7/65) en vol.

Répartition : à ce jour, espèce seulement récoltée sur les îles et au bord des lacs Innaren et Stråken en Suède méridionale (Brundin 1947 : 32).

Espèce nouvelle pour la France.

° **Metriocnemus fuscipes (Meigen 1818).**

PB = 1 ♂ (27/8/65) en vol.

Les larves vivent dans les coussins de mousses humides du bord des lacs, des sources et des prairies (Strenzke 1950 : 239).

Répartition : toute l'Europe, Groenland, U.S.A., Sibérie arctique, Iles Canaries (Strenzke 1950 : 238; Reiss 1968 : 243); Açores et Madère (Freemann 1959 : 118); Espagne : Sierra Nevada (2 400 m) (Laville 1970 : 22).

France : Alsace (Gouin 1935-36 : 188; 1936 : 164).
Massif Central (vers 1 300 m) (Verneaux 1968a : 125).
Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

° **Metriocnemus hygropetricus (Kieffer 1912).**

Ruisseau affluent du lac Long : 4 ♂ 1 ♀ (16/6/65) en vol.

Cette espèce, le plus souvent signalée dans des biotopes constitués par une fine pellicule d'eau et considérée de ce fait comme terrestre, a également été récoltée dans des mousses, en courant fort, de la rivière Fulda par Lehmann (1971 : 494).

Répartition : toute l'Europe, Groenland oriental (Thienemann 1941 : 149; Strenzke 1950 : 239; Reiss 1968 : 243); Espagne (Sierra Nevada, 2 400 m) (Laville 1970 : 22).

France : Massif Central (1 100 m) (Verneaux 1968a : 124).

Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

° **Parametriocnemus stylatus (Kieffer 1924).**

Déversoir GNI^{III} : 1 ♂ (27/8/65) en vol.

« Les larves vivent dans les eaux courantes bien oxygénées mais dans des endroits relativement tranquilles et abrités : elles sont eurythermes » (Gouin 1956 : 196). Quelques exuvies, vraisemblablement entraînées, sont signalées au Lunzer Untersee par Thienemann (1950 : 118). Egalement récoltée dans les mousses à courant fort de la rivière Fulda par Lehmann (1971 : 494).

Répartition : Laponie, Angleterre, France, Allemagne, Autriche, Alpes (Haute Bavière, Tyrol : 2 300-2 400 m, Parc National Suisse), Japon (Thienemann 1941 : 152); Açores et Madère (Freemann 1957 : 119), Tatras (Kownacka et Kownacki 1967 : 187).

France : Alsace (Gouin 1935-36 : 189; 1936 : 165).
Jura (Verneaux 1968 : 35).
Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

Parakiefferiella coronata (Edwards 1929).

PB
2,5 = 4 (13/8/68)
4 = 8 (4/8/70)

I
1,5-2 = 3 504 (28/7-30/8/67)

A
1 = 60 (25/7-21/8/65)
1,5-2,5 = 404 (28/7-23/8/67)

L
1 = 76 (29/7-23/8/67)
2,5-3,5 = 192 (20/7-8/9/67)

S
1 = 4 (15/9/65)

GNI^{I}
1 = 32 (3/8-11/8/65)
1 = 64 (22/7-9/8/66)
2 = 4 (22/7/66)

GNI^{II}
1 = 156 (29/6-12/8/65)
1 = 518 (12/7-18/8/66)
4 = 676 (12/7-18/8/66)
1 = 1 292 (11/7-24/8/66)
4 = 542 (18/7-24/8/67)
1 = 2 036 (10/7-21/8/68)
4 = 1 052 (18/7-29/8/68)

GNM
1 = 4 (7/7/66)

G
1,5 = 4 (13/8/68)

Cette espèce fréquente essentiellement la végétation littorale des eaux lacustres (Pagast 1931 : 206; Brundin 1949 : 716).

C'est l'espèce dominante du lac Inférieur d'Estibère par l'abondance relative des éclosions (48 %) ; elle est encore très fréquente au Gourg Nère Inférieur II (30,4 %) jusqu'à —4 m de profondeur ainsi qu'au lac d'Anglade (30,4 %) jusqu'à —2,5 m. Elle devient par contre beaucoup plus rare dans les lacs froids totalement dépourvus de végétation littorale, situés au-dessus, de même qu'elle est absente des lacs subarctiques les plus hauts (Brundin, loc. cit.).

La période de vol s'étend de juillet à mi-septembre, avec un maximum à la fin du mois de juillet-début août (*fig.* 13). En Suède, c'est une forme d'été dont la période d'éclosion maximale correspond à celle que nous avons observée.

Répartition : selon Reiss (1968 : 244), ce serait une forme boréo-alpine au sens large. Connue de Finno-Scandinavie, du Pays de Galles, d'Écosse, de Lettonie, des Alpes (Eibsee, 972 m), de Forêt Noire (Titisee, 845 m), (Wülker 1957 : 415), des Pyrénées (Laville, 1966 : 211), de Hongrie (Berczick, 1967 : 49).

Krenosmittia boreoalpina Goetghebuer 1944.

M = N ♂, N ♀, E (30/6/64) : filet à drift.

Espèce vivant dans les mousses des sources et dans les faciès hygropétriques (Thienemann 1944 : 616 sub. *K. gynocera* Krüg. et Thien.)

Répartition boréoalpine : Laponie (Thienemann 1941 : 173), Alpes (Thienemann 1950 : 120; Reiss 1968a : 121), Pyrénées (Bertrand 1950 : 154), Carpates (Albu 1966 : 202). ? Amérique du Nord (*K.* cf. *boreoalpina* Saether 1969 : 142).

*** Corynoneura lacustris Edwards 1924.**

PB
1 = 78 (23/7-3/8/65 et 9/9/65)
3 = 8 (22/7-27/7/66)
2,5 = 4 (25/7/68)

A
1,5 = 4 (20/7/67)

L
1 = 6 (10/7-16/7/65)
1 = 4 (20/7/67)

II
GNI
1 = 8 (29/6/65)
1 = 4 (7/9/67)
4 = 4 (20/9/67)
1 = 4 (18/9/68)

G
1 = 4 (24/9/65)
3 = 4 (18/9/68)

Espèce peu fréquente dans les lacs du massif de Néouvielle sauf dans la zone peu profonde du lac de Port-Bielh et également dans un lac profond (p. = 5 m) du Bassin d'Orédon, le Gourg de Rabas (2 397 m), où 84 imagos ♂ et 2 imagos ♀ ont été capturés en vol le 29/7/67. Les éclosions se situent, suivant les milieux, en juillet ou fin septembre.

C'est l'espèce de *Corynoneura* la plus fréquente des lacs oligotrophes du Sud de la Suède où elle présente deux générations, l'une au printemps (mai), l'autre à la fin de l'été et en automne (Brundin, 1949 : 698). Sa présence au Ursee, le lac de Forêt Noire, et sa relative abondance au Schöhsee, lac du Holstein, indique selon Schlee (1968 : 24), sa préférence pour les eaux oligotrophes.

Répartition : Angleterre, Suède, Allemagne (Schlee, loc. cit.).

Espèce nouvelle pour la Faune de France.

*** Corynoneura lobata Edwards 1924.**

(Laville 1966 : 211, sub. *Corynoneura kiefferi* G.).

î = 2 ♂ (10/8/64) : en vol.
Mare entre lacs de Bastanet Inférieur (2 141 m) et du Milieu (2 215 m) = 35 ♂ (19/8/64) : en vol.

Ecologie et répartition (Schlee, 1968 : 46-47) : Espèce des eaux courantes froides des Mittelgebirge Centrales et de la Forêt Noire (Urseebach) ; Angleterre (Edwards 1929 : 368; Coe 1950 : 170).

Espèce nouvelle pour la France.

Corynoneura scutellata (Winnertz 1846).

PB
1 = 132 (14/7-15/9/65)
5 = 4 (2/8/66)
8 = 4 (30/8/66)
10 = 4 (2/8/66)
7 = 12 (31/8-7/9/67)
11 = 4 (13/9/67)
1,5 = 124 (5/9-3/10/68)
2,5 = 608 (18/7-1/8 et 21/8-3/10/68)
7 = 64 (25/7-1/8 et 21/8-18/9/68)

M
1 = 4 (22/9/65)

I
1,5 = 12 (10/7/65)
2 = 4 (9/9/67)

A
1 = 8 (21/8-26/8/65)

S
2 = 20 (23/8-30/8/67)
3 = 158 (20/7-8/9/67)

V
0,5 = 4 (19/8/65)
0,5 = 22 (8/9-20/9/66)

GNI I
1 = 108 (11/8-6/10/65)
1 = 16 (18/8/66)

GNI II
1 = 24 (15/9-6/10/65)
1 = 4 (30/6/66)
1 = 4 (29/8/68)

GNM
1 = 12 (11/8-19/8/65)
1 = 4 (15/9/66)

G
1 = 8 (8/9-24/9/65)
1 = 4 (1/9-15/9/66)
1 = 4 (13/8/68)
3,5 = 4 (29/8/68)

Bien que *C. scutellata* colonise tous les milieux prospectés, c'est dans des lacs froids (lac Supérieur d'Estibère, Gourg Nère Inférieur I) qu'elle est la plus fréquente. Elle est également abondante dans la zone « littorale » du lac de Port-Bielh où elle peut descendre jusqu'à —11 m. Sa période de vol dure toute la saison chaude avec, au lac de Port-Bielh, deux maxima : le premier vers la mi-juillet, le deuxième fin août-début septembre (*fig.* 12), alors que la température de l'eau se situe entre 11° C et 12° C.

Selon Schlee (1968 : 43), *C. scutellata* ne serait vraisemblablement pas une espèce cosmopolite : de nombreuses citations de cette espèce correspondraient en fait à la nouvelle espèce *Corynoneura gratias* Schlee (Schlee, loc. cit. : 26-28) beaucoup plus euryèce puisqu'elle fréquente aussi bien les eaux oligotrophes que les eaux eutrophes sous des régimes thermiques très différents.

Répartition : Laponie finlandaise, Allemagne (Holstein : Schöhsee; Forêt Noire : Feldsee 1 100 m, Schluchsee (930 m); Alpes : Bodensee, Lunzer Obersee 1 163 m, Lunzer Untersee 608 m), (Schlee, loc. cit.), Pyrénées (Laville 1966 : 211), Italie : lac Majeur (Reiss, 1968a : 120).

Il s'agit donc d'une espèce paléarctique qui atteint les Alpes et les Pyrénées avec un préférendum pour les eaux oligotrophes froides.

2.3. — **Sous-famille des Chironominae.**

2.3.1. — Tribu des Chironomini.

*** Chironomus commutatus Strenzke** (in Keyl 1960)[1].

PB
8 = 120 (2/8-17/8/66)
10 = 148 (2/8-25/8/66)
11 = 112 (2/8-25/8/66)
13 = 128 (2/8-30/8/66)
3 = 4 (2/8/67)
6 = 4 (18/8/67)
8 = 64 (2/8-24/8/67)
11 = 32 (8/8-24/8/67)
13 = 84 (18/8-31/8/67)
2 = 56 (25/7-13/8/68)
7 = 32 (25/7-21/8/68)
10 = 316 (1/8-30/8/68)
11 = 148 (1/8-30/8/68)
12 = 260 (1/8-21/8/68)
13 = 428 (25/7-30/8/68)
14 = 16 (21/8/68)
15 = 8 (21/8-30/8/68)
17,5 = 8 (8/8/68)

1. Je remercie M. le Professeur Cassagnau d'avoir bien voulu effectuer l'étude chromosomique des deux espèces du genre *Chironomus*.

Î
0,5 = 92 (16/7/65)
1,2 = 16 (16/7-9/8/65)
L
2,5 = 8 (20/7/67)

II
GNI
2 = 8 (30/6-6/7/66)
4 = 4 (6/7/66)
4 = 12 (11/7-18/7/67)
4 = 14 (10/7/68)

La larve de *Ch. commutatus* colonise toutes les profondeurs du lac de Port-Bielh. En 1968 sa densité maxima se situait entre —7 et —13 m avec 900 à 1 500 ind./m² ce qui représente un peu plus de 30 % de la population chironomidienne. La densité moyenne des éclosions pour cette même zone était de 250 ind./m² soit 13,4 % des éclosions totales et 80 % de celle de la Tribu des Chironomini dont elle est la forme dominante. Cette différence entre la densité larvaire et celle des éclosions s'explique par la longueur du cycle de développement sur deux ans. La période de vol dure tout le mois d'août avec un net maximum pendant la première quinzaine lorsque la température du lac se situe entre 8,5° C et 9,5° C (*fig.* 13). Au Gourg Nère Inférieur II les éclosions, plus précoces mais aussi plus rares, débutent fin juin, une dizaine de jours environ après le dégel.

Cette espèce a été signalée récemment par Reiss (1968 : 249) au Bodensee jusqu'à —35 m avec une densité larvaire maxima (300-350 ind./m²) à 12 m de profondeur et, toujours par ce même auteur (1968a : 120), dans un lac des Préalpes du Nord, l'Alpsee près Immenstadt à 725 m d'altitude. Au Bodensee les éclosions présentent un premier maximum au mois de mai, et un second moins important fin août-début septembre.

Répartition : connue des plaines d'Allemagne du Nord (étangs et laisses de rivières) et des Alpes (Reiss, loc. cit.), cette espèce doit vraisemblablement être plus largement répandue; n'ayant pas été jusqu'à présent différenciée morphologiquement de l'espèce voisine *Ch. cingulatus* (Mg.), *Ch. commutatus* est signalé pour la première fois en France.

° **Chironomus plumosus (Linné 1758).**

PB
12 = 20 (25/7-8/8/68)
13 = 44 (25/7-8/8/68)
15 = 8 (25/7-21/8/68)
17,5 = 16 (1/8-13/8 et 30/8-13/9/68)
19 = 8 (21/8/68)

Chironomus plumosus a été déterminé grâce à l'étude chromosomique des glandes salivaires de la larve confrontée avec le travail de Keyl et Keyl (1950 : 51, fig. 9).

Les larves du lac de Port-Bielh sont inféodées à la zone la plus profonde (—12 à —19 m) où, avec celles de *Tanytarsus batho-*

philus (K.), elles peuvent supporter les sous-saturations en oxygène surtout importantes pendant la longue stagnation hivernale : c'est ainsi que, à cette période, on note à —19 m une teneur en oxygène de 0,3 à 1,5 mg/l (Capblancq et Laville, 1968 : 307).

En 1968, dans la zone de —12 à —19 m, les larves de *Ch. plumosus* représentaient 3,4 à 12,5 % de la population chironomidienne. Cette espèce n'a pas été capturée en 1966 et 1967, les pièges immergés ne dépassant pas la profondeur de 13 m. L'année suivante, les éclosions ont eu lieu de fin juillet à mi-septembre. Le cycle de développement, tout comme celui de *Ch. commutatus*, s'effectue en deux ans.

En Angleterre, dans un lac réservoir de Middlesex, Mundie (1957 : 188) signale deux générations par an en eau peu profonde et une seule génération en eau profonde, observation qui a été maintes fois rapportée dans la littérature, notamment par Borutzky (1939 : 122) au lac Beloie et par Reiss (1968 : 250) au Bodensee. Dans ce dernier lac, *Ch. plumosus* atteint la profondeur de 60 m avec entre —5 et —25 m un maximum de densité de l'ordre de 250 ind./m². L'auteur signale des densités nettement supérieures dans la partie plus nettement eutrophe de l'Untersee (1 160 ind./m² à —10 m).

Dans les Alpes, *Ch. plumosus* n'a pas été signalé au-dessus de l'altitude du Sonnbichlsee et du Riesser See (783 m), tous deux considérés par Thienemann (1936 : 244-245) comme « lacs à *Chironomus* ». Reiss (1968a : 120) l'a récolté à la même altitude dans un lac des Préalpes du Nord, le Bannwaldsee (786 m).

Répartition et écologie (Brundin 1949 : 738) : *Ch. plumosus* est une espèce eurytherme et franchement euroxybionte que l'on rencontre dans les lacs et les petits étangs eutrophes de la région holarctique. Elle est peu abondante dans les lacs oligotrophes de Suède.

Townes (1945 : 133-134) la signale aux U.S.A. comme fréquente dans la zone profonde des grands fleuves ainsi qu'en eaux saumâtres.

Espèce signalée pour la première fois dans les Pyrénées.

Crytocladopelma lateralis Goetghebuer 1934.

PB
1 = 32 (27/8-24/9/65)
3 = 20 (30/8-8/9/66)
8 = 100 (25/8-8/9/66)
3 = 100 (31/8-7/9/67)
2,5 = 108 (21/8-5/9/68)
7 = 32 (21/8-30/8/68)

î
1 = 12 (21/8/65)

L
1 = 108 (25/7-26/8/65)
1 = 8 (4/8/67)
3 = 60 (4/8-23/8/67)

S
1 = 46 (9/8-8/9/65)
2 = 6 (18/8-23/8/67)
3 = 34 (8/8-23/8/67)

I
GNI
1 = 512 (3/8-9/9/65)
1 = 640 (2/8-24/8/66)
2 = 244 (2/8-24/8/66)

II
GNI
1 = 600 (3/8-9/9/65)
1-2 = 204 (2/8-18/8/66)
4 = 60 (28/7-18/8/66)
1,5 = 80 (8/8-19/8/67)
4 = 8 (2/8-8/8/67)
1,5 = 132 (1/8-21/8/68)
4 = 80 (1/8-13/8/68)

GNM
1 = 372 (11/8-9/9/65)
2 = 4 (18/8/66)
3 = 36 (9/8-7/9/66)

G
1 = 30 (17/8-7/8/66)
2 = 24 (17/8-1/9/66)
4 = 48 (24/8-1/9/66)
1,5 = 1 364 (7/8-4/9/68)
2,5 = 968 (7/8-29/8/68)
3-3,5 = 102 (7/8-4/9/68)

Cette espèce est très fréquente dans les petits lacs du vallon de Port-Bielh où elle atteint des densités importantes de l'ordre de 640 ind./m² au Gourg Nère Inférieur I et de 1 364 ind./m² au Gourguet dans la zone comprise entre —1 et —2,5 m. En revanche, les populations du lac de Port-Bielh ne dépassent que rarement 100 ind./m² jusqu'à 8 m de profondeur.

Dans le vallon d'Estibère elle colonise seulement les lacs Long et Supérieur situés au-dessus de la forêt de pins (Capblancq et Laville 1968 : 280), c'est-à-dire à la limite inférieure de la zone alpine.

La période des éclosions des imagos va de la fin du mois de juillet à la fin du mois de septembre avec un net maximum pendant le mois intermédiaire.

Répartition et écologie : connue jusqu'à présent dans les lacs de moyenne altitude (800 à 1 000 m) des Alpes (Thienemann 1936 : 183; Reiss 1968a : 120) et dans les lacs de haute altitude (2 200-2 300 m) des Pyrénées centrales (Laville 1966 : 212).

Cette répartition souligne le caractère psychrosténotherme de la larve, ce qui correspond à une écologie remarquable pour un représentant de la Tribu des Chironomini.

Einfeldia dissidens (Walker 1851).

L
1 = 92 (29/7-4/8/67)
2,5-3,5 = 182 (20/7-18/8/67)

S
2-3,5 = 64 (3/8-23/8/67)

I
GNI = 4 (2/8/66)

II
GNI
2 = 8 (22/7-2/8/66)
4 = 104 (12/7-24/8/66)
1 = 60 (26/7-24/8/67)
4 = 246 (26/7-24/8/67)
1 = 12 (18/7/68)
4 = 92 (18/7-13/8/68)

Cette espèce fréquente de préférence les petits lacs dont le peuplement en Chironomides est le plus riche (3 500 à 7 000 ind./m²) et que l'on peut considérer comme les plus productifs à ce niveau.

Au Gourg Nère Inférieur II, dans la zone de 3 à 4 m, ses éclosions représentent 5 % des éclosions totales. La période de vol des imagos dure un mois (du 20 juillet au 24 août pour nos trois années d'observation).

E. dissidens est signalée par Thienemann (1936 : 183) dans une mare fortement eutrophe de Haute-Bavière : Almtümpel à 1 280 m d'altitude. Selon Brundin (1949 : 456), il est difficile d'expliquer l'écologie de cette espèce en Suède où elle est connue à la fois de lacs eutrophes et de lacs oligotrophes polyhumiques essentiellement de tourbières. Vraisemblablement s'agit-il d'une espèce eurytrophe.

Répartition : Sud Suède, Finlande, Russie, Iles Britanniques, Hollande, Holstein, Haute-Bavière (Brundin 1949 : 745), France (Laville 1966 : 211).

*** Limnochironomus pulsus (Walker 1856).**

A
1,5-2,5 = 36 (28/7-4/8/67)

L
2,5-3,5 = 28 (20/7-29/7/67)

S
3,5 = 4 (8/8/67)

II
GNI
4 = 140 (28/7-10/8/66)
4 = 656 (18/7-24/8/67)
1,5 = 28 (10/7-7/8/68)
4 = 964 (10/7-13/8/68)

L'imago ♂ et l'imago ♀ ressemblent à la variété *objectans*, décrite par Pagast (1931 : 212) d'un lac de Lettonie (Usma-See), dont non seulement les bandes mésonotales du thorax mais aussi le sternum et le metanotum sont de couleur orangée : AR et LR sont également conformes à ceux de la population de Lettonie.

L. pulsus et sa variété *objectans* seraient selon Morgan et Waddel (1961 : 428) deux espèces jumelles pouvant vivre indépendamment dans le même habitat.

C'est un des Chironomides dominants de la zone profonde du Gourg Nère Inférieur II avec 15 % des éclosions totales qui représentent 56,6 % de celles des Chironomini.

C'est un des Chironomini dont les éclosions sont le plus précoce : les imagos apparaissent au début de juillet et leurs éclosions se poursuivent jusqu'à la fin août (*fig.* 14). Sa phénologie est très semblable à celle observée dans les lacs subarctiques situés dans la partie supérieure de la forêt de conifères du Jämtland (Brundin 1940 : 755).

Reiss (1968 : 257) l'a récolté au Bodensee jusqu'à 15 m de profondeur avec une densité maxima (355 ind./m²) à —5 m. Dans

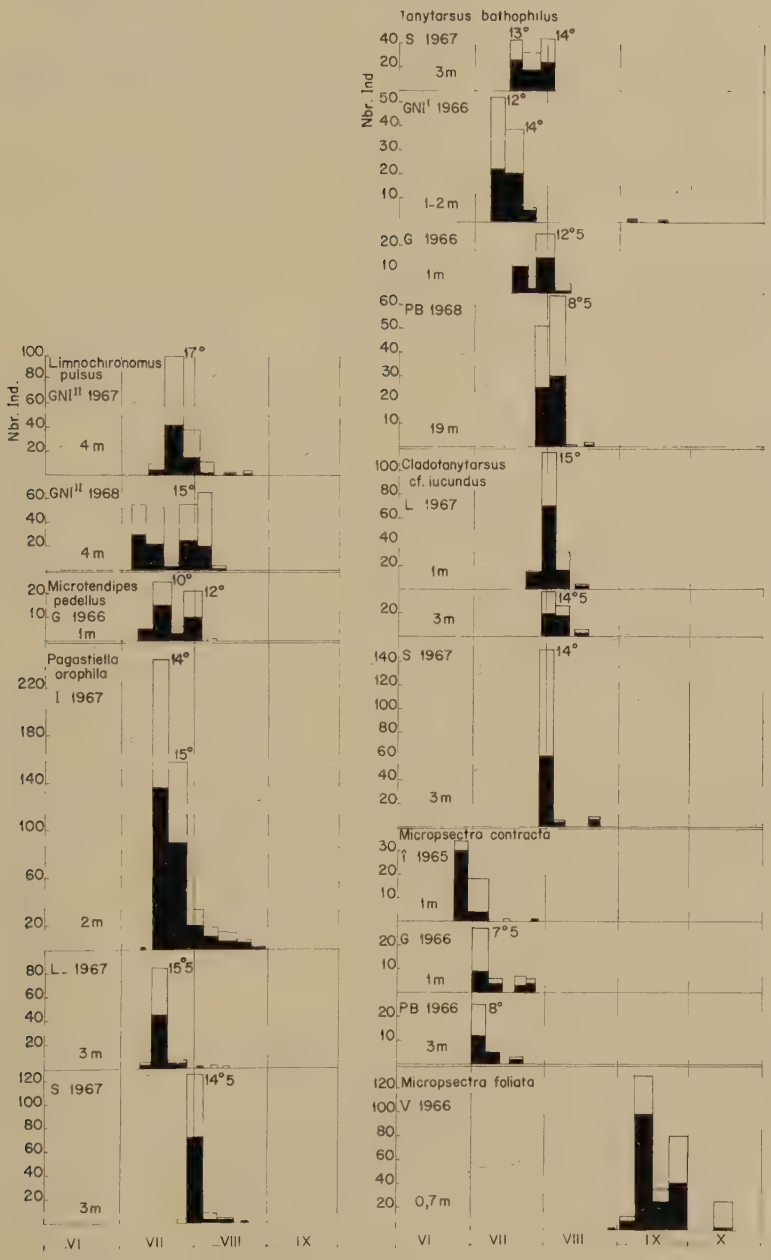


FIG. 14. — Diagramme des émergences de *Limnochironomus pulsus, Microtendipes pedellus, Pagastiella orophila, Tanytarsus bathophilus, Cladotanytarsus* cf. *iucundus, Micropsectra contracta, Micropsectra foliata.* Les nombres correspondent à la surface d'un piège (S = 0,25 m²).

les lacs subalpins, elle est connue au Haldensee/Tyrol (1 000 m) (Reiss 1968a : 122), et au Lunzer Obersee (1 113 m) Thienemann 1950 : 152).

Répartition : Europe du Nord, du Centre et de l'Est jusque dans les régions subarctiques (Brundin, loc. cit.; Reiss 1968 : 258).

Espèce nouvelle pour la Faune de France.

*** Microtendipes britteni Edwards 1929.**

PB
1 = 18 (3/8-12/8/65)
1,5 = 8 (25/7-1/8/68)
2,5 = 48 (1/8/68)

I
GNI
1 = 4 (23/7/65)
1 = 20 (9/8-18/8/66)
G
1 = 48 (3/8-8/9/65)
1 = 8 (3/8/66)

Ce *Microtendipes* colonise uniquement la zone littorale des lacs les plus froids du vallon de Port-Bielh (Gourg Nère Inférieur I, Gourguet, Port-Bielh) dont l'eau, en surface, n'atteint qu'exceptionnellement 15° C en été (Capblancq et Laville 1968 : 291 et 293).

Les éclosions se répartissent entre la fin du mois de juillet et le début du mois de septembre.

Les larves colonisent plus particulièrement la croûte de *Schizothrix* du Lunzer Untersee où Thienemann (1950 : 156) a également récolté des exuvies nymphales de mai à juillet. L'espèce paraît beaucoup plus rare au Bodensee (Reiss 1968 : 258). Elle est signalée par Dittmar (1955 : 472) dans le cours moyen et supérieur d'un ruisseau des Mittelgebirge entre 556 m et 625 m.

Répartition : Nord de l'Angleterre, Allemagne, Suède (Brundin 1949 : 756), Autriche (Thienemann 1950 : 156).

Espèce nouvelle pour la France.

° Microtendipes pedellus (De Geer 1776).

PB
1 = 216 (14/7-3/8/65)
3 = 1 268 (12/7-27/7/66)
5 = 48 (22/7-27/7/66)
3 = 28 (26/7/67)
6 = 4 (26/7/67)
1,5 = 2 340 (11/7-18/7/68)
2,5 = 332 (11/7-18/7/68)
7 = 40 (18/7/68)

A
0,7 = 294 (10/7-25/7/65)

I
50 = 338 (29/6-8/7/65)

L
0,5 = 68 (29/6-25/7/65)

I
GNI
1 = 20 (2/7-14/7/65)

II
GNI
1 = 16 (30/6-6/7/66)
1 = 4 (29/6/65)

S
0,5 = 20 (10/7-16/7/65)

GNM
1 = 96 (14/7/65)
1 = 340 (7/7-12/7/66)

G
1 = 140 (14/7-23/7/65)
1 = 244 (12/7-9/8/66)
2 = 16 (3/8/66)

Nos spécimens correspondent à la variété *lividus* (Meigen) qui possède des tibias antérieurs entièrement noirs sans anneau clair au centre (Edwards 1929 : 397).

Cette espèce vit dans les sédiments sablo-vaseux peu profonds ($p < 1$ m) de tous les petits lacs étudiés dans ce travail et elle peut descendre jusqu'à 7 m de profondeur au lac de Port-Bielh. La période de vol importante des imagos se situe en juillet : c'est l'espèce de Chironomini la plus précoce, les premières éclosions débutant fin juin, aussitôt après le dégel, lorsque la température de l'eau des lacs inférieurs ne dépasse pas 8° C. Toutefois, les éclosions les plus abondantes ont lieu pour des températures comprises entre 10° C et 12° C (*fig.* 14); elles se terminent au mois d'août.

Fréquente au Bodensee du littoral jusqu'à 40 m de profondeur, Reiss (1968 : 259) la considère comme une espèce eurybathe et eurytope dont les éclosions maximales se situent fin juillet-début août et début septembre.

Dans les lacs pyrénéens elle est essentiellement littorale et ne paraît pas avoir, du moins dans les différents milieux prospectés, une distribution uniforme comme nous avons pu le constater avec les importantes fluctuations dans les relevés des pièges : au Gourg Nère moyen, à —1 m elle représentait 5,4 % des captures en 1965 et jusqu'à 22 % l'année suivante à la même profondeur. Au lac de Port-Bielh les pourcentages obtenus sont les suivants : 12 % en 1965 à —1 m; 73 % en 1966 à —3 m; 7,6 % en 1968 à —2,5 m.

Selon Lenz (1941 : 45), les larves vivent en abondance dans les zones littorales et sublittorales (jusqu'à —10 m) des lacs eutrophes du Nord de l'Allemagne. Reiss (1968 : 259) les rencontre au Bodensee aussi bien dans le périphyton des blocs littoraux que dans les sédiments jusqu'à —40 m avec toutefois un maximum du peuplement à —5 m.

Répartition : largement répandue en Europe où elle fréquente indifféremment les eaux courantes et les eaux stagnantes; Canada et U.S.A. (Brundin 1949 : 758; Sandberg 1969 : 140; Lehmann 1971 : 499).

France : Alsace (Gouin 1935-36 : 189-190; 1936 : 158);
Camargue (Tourenq 1966 : 462);
Jura (Verneaux 1968 : 36).
Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

Pagastiella orophila (Edwards 1929).

PB
1,5 = 8 (1/8-8/8/68)
2,5 = 108 (8/8-5/9/68)
7 = 12 (30/8-5/9/68)
10 = 4 (5/9/68)

I
1,5 = 20 (16/7/65)
1,5-2 = 1 904 (13/7-30/8/67)

A
1 = 36 (16/7-28/7/65)
1,5 = 416 (29/7-18/8/67)
2,5 = 70 (20/7-4/8/67)

♀
1 = 12 (25/7-21/8/65)

L
1 = 24 (10/7-9/8 et 22/9/65)
1 = 456 (13/7-4/8/67)
2,5-3,5 = 403 (13/7-18/8/67 et 1 ♂ le 8/9/67)

S
2 = 52 (3/8-23/8/67)
3,5 = 560 (28/7-23/8/67)

I
GNI
1 = 108 (23/7-11/8 et 9/9/65 : 1♂)
1 = 20 (22/7-26/7/66)
2 = 168 (26/7-9/8/66)

II
GNI
1 = 48 (29/6-14/7/65)
1-2 = 8 (6/7/66)
4 = 556 (6/7-2/8/66)
2-4 = 28 (11/7-19/8/67)
4 = 8 (24/7-21/8/68)

GNM
1 = 20 (2/8/66)
2-3 = 62 (22/7-9/8/66)

P. orophila est assez largement répandue dans la plupart des petits lacs du Bassin de l'Oule dont elle représente en moyenne 5 à 8 % du peuplement Chironomidien. La fréquence maximale est observée au lac Inférieur d'Estibère où, dans la zone à *Potamogeton praelongus,* elle représente jusqu'à 26 % des éclosions totales. Au lac de Port-Bielh des larves ont été recensées jusqu'à —11 m avec des densités plus importantes que ne le laissent paraître les éclosions : le 4 juillet 1968 notamment, nous avons compté à 7 - 8 m de profondeur 800 larves au m².

La période de vol s'étend de juillet à septembre avec un maximum qui apparaît vers le milieu de juillet aux lacs Inférieur et Long, et vers la fin juillet début août au lac Supérieur (*fig.* 14). Ce décalage de 15 jours peut être attribué à un réchauffement plus lent du lac le plus élevé. En Suède, Brundin (1949 : 759) la signale comme une forme typiquement estivale.

C'est une espèce à large valence écologique rencontrée dans le Brandebourg par Mothes (1968 : 95) aussi bien en lac eutrophe (Nehmitzsee) qu'en lac oligotrophe (Stechlinsee); Brundin (loc. cit.) l'a récoltée en milieu soit oligohumique (Innaren : 4 500 ind./m²) soit fortement polyhumique (tourbières).

Elle a été signalée par Wülker (1958 : 810) dans les Alpes aux Lunzer Untersee et Obersee (1 113 m), et en Forêt Noire au Titisee

(845 m), et par Reiss (1968a : 122) au Bannwaldsee (786 m), lac des Préalpes du Nord.

Répartition : Iles Britanniques, Hollande, Suède (Brundin, loc. cit.) ; Allemagne et Nord de la Pologne jusqu'à la Sibérie occidentale (Mothes, loc. cit.) ; Italie (Nocentini 1966 : 241) ; Pyrénées (Laville 1966 : 212, sub. *Lauterborniella orophila*).

Paracladopelma camptolabis Kieffer 1913.

PB
1 = 4 (3/8/65)
3 = 4 (10/8/66)
3 = 16 (8/8/67)
6-7 = 14 (24/8/67)

M
1 = 1 ♂ 5 ♀ 4 E (28/7/65)
î = 12 (25/7-21/8/65)

GNM
3 = 8 (9/8/66)

G
2 = 4 (9/8/66)
4 = 4 (9/8/66)
1,5-2,5 = 20 (1/8-7/8/68)
3-3,5 = 4 (7/8/68)

Cette espèce, assez rare, a été récoltée dans les lacs les plus froids (Gourguet, Gourg Nère Moyen, Port-Bielh jusqu'à —7 m) et en faciès légèrement lotique (Méandres, lac de l'île).

Selon Brundin (1949 : 763), elle serait un des éléments de la faune lacustre le plus franchement eurytherme et, selon Lenz (1959 : 438), elle se rencontrerait le plus souvent dans la zone littorale mais également en eau courante. Dans les Alpes toutefois, au Lunzer Untersee (608 m), les larves peuvent atteindre la cote —31 m (Thienemann 1950 : 153).

Au Lunzer Untersee les imagos éclosent de mai à septembre et, au Sud de la Suède, de fin mai à fin août. Dans le massif du Néouvielle, la période d'éclosion, encore plus réduite, ne dure guère plus d'un mois (fin juillet - fin août).

Répartition : Finno-Sandinavie, Lettonie, Grande-Bretagne, Hollande, Allemagne (Eifel), Alpes autrichiennes et italiennes (Brundin 1949 : 762; Lenz, loc. cit.; Lehmann 1971 : 499) ; Roumanie (Albu et Botnariuc 1966 : 51).

France : Pyrénées (Laville 1966 : 212) ;
Massif Central : lacs Chauvet (1 166 m) et Bourdouze (1 180 m) (Verneaux 1968 : 135).

*** Pentapedilum nubens Edwards 1929.**

PB
1 = 36 (3/8-27/8/65)
= 18 ♂ (27/8/65) en vol
7 = 4 (17/8/66)
7 = 4 (13/9/67)

$^{I}_{GNI}$
1 = 8 (3/8/65)
1 = 8 (9/8/66)

$^{G}_{1}$ = 4 (26/8/65)

Espèce rare qui se rencontre dans les trois lacs les plus froids du vallon de Port-Bielh : deux imagos ♂ ont été capturés dans un piège placé à —7 m au lac de Port-Bielh.

Les éclosions ont lieu en août et au début septembre.

Répartition : connue jusqu'à présent d'Angleterre et d'Écosse (Edwards 1929 : 376; Macan 1949 : 177) et de deux grands lacs des Alpes : le lac de Constance et le lac Majeur (Reiss 1968 : 263; 1968a : 122).

Espèce nouvelle pour la Faune de France.

Pentapedilum tritum (Walker 1856).

$^{mS}_{0,5}$ = 72 (16/7-28/8/65)
= 2 ♂ 2 ♀ (9/8/65) en vol

Ce *Pentapedilum* a été récolté uniquement dans deux mares peu profondes du vallon d'Estibère (Laville 1966 : 212).

Dans les Alpes, Reiss (1968 : 263) le signale également dans des mares de la région du lac de Constance et Thienemann (1950 : 157) l'a obtenu en élevage à partir de prélèvements réalisés au niveau de la zone littorale à *Schizothrix* du Lunzer Untersee.

La larve peut vivre dans les sédiments de lacs de trophie différente (Brundin 1949 : 767) ou dans des fleuves et rivières à courant lent (Townes 1945 : 63).

Répartition holarctique : Europe du Nord et du Centre (Brundin, loc. cit.), U.S.A. (Townes, loc. cit.; Beck et Beck 1959 : 93).

France : Pyrénées (Laville, loc. cit.).

° **Polypedilum albicorne (Meigen 1836).**

$^{V}_{0,5}$ = 8 (3/8-10/8/66)

Espèce sténotherme d'eau froide et crénophile (Lehmann 1971 : 500).

Répartition : Suède, Iles Britanniques, Belgique, Autriche (Brundin 1949 : 768); Roumanie (Albu 1966 : 148); Allemagne (Lehmann, loc. cit.)

France : Massif Central : lacs Pavin (1 196 m) et Chauvet (1 166 m) (Verneaux 1968 : 136).

Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

° **Stictochironomus histrio (Fabricius 1794).**

PB
1 = 4 (3/8/65)
5 = 28 (2/8/66)

Les larves vivent essentiellement dans la zone littorale de lacs de différents niveaux trophiques (Brundin 1949 : 643). Selon cet auteur, *S. histrio* serait une espèce d'origine méridionale plutôt sténotherme d'eau chaude comparativement à *Stictochironomus rösenscholdi* (Zett.), élément d'origine nordique sténotherme d'eau froide.

Sa récolte jusqu'à —5 m dans un lac froid de la zone alpine nous fait penser à une plus large eurythermie de la larve.

Répartition : en Europe largement répandue de la Scandinavie à l'Espagne et de l'Angleterre à la Russie (Brundin 1949 : 777).

France : Massif Central : lacs de Montcineyre (1 177 m) et Bourdouze (1 170 m) (Verneaux 1968 : 137).

Espèce nouvelle pour les Pyrénées.

Sa présence dans la zone 13 de la *Limnofauna Europaea* qui couvre les plaines de France et de Belgique est incertaine (Fittkau, Schlee et Reiss 1967 : 375).

2.3.2. — Tribu des Tanytarsini.

Tanytarsus bathophilus (Kieffer 1911).

PB
11 = 8 (10/8/66)
12 = 8 (10/8/66)
10-12 = 8 (1/8-8/8/68)
13 = 12 (1/8-13/8/68)
15 = 34 (1/8-8/8/68)
17,5 = 76 (1/8-21/8/68)
19 = 240 (1/8-21/8/68
et 1 ♂ 5/9/68)

S
2 = 150 (20/7-3/8/67)
4 = 250 (20/7-3/8/67)

GNI I
1 = 4 (24/9/65)
1 = 60 (12/7-22/7 et 7/9-20/9/66)
2 = 736 (12/7-26/7/66)

GNI II
2 = 8 (22/7/66)
4 = 4 (12/7/66)

GNM
3 = 8 (12/7/66)

G
1 = 206 (23/7-9/8/66)

Tanytarsus tripunctatus, nouvelle espèce récemment créée par Reiss (1968 : 205), est synonyme de *Tanytarsus bathophilus* (Reiss et Fittkau 1971 : 124) décrit par Kieffer (1911 : 49) d'après du

matériel récolté à —21 m de profondeur dans un lac du massif de l'Eifel dont la température, à —19 m, était de 6,5° C le 6-8-1913, et de 6,6° C le 6-10-1913 (Thienemann et Kieffer 1915 : 20).

Lindeberg (1970 : 310) pense que de nombreuses citations concernant *Tanytarsus lugens* K. doivent se rapporter à *T. bathophilus*. C'est ainsi que *T. lugens*, signalé par Mundie (1957 : 196-197) dans trois réservoirs du Middlesex, serait en fait *T. bathophilus*. Mundie avait en effet souligné que l'exuvie de l'espèce qu'il avait récoltée correspondait à celle de *Tanytarsus gregarius* K. figurée par Bause (1913 : 32); mais elle ne possédait des soies filamenteuses que sur les segments VII-IX, ce qui est le cas de l'exuvie de *T. bathophilus* (*fig.* 9c) dont certains spécimens peuvent parfois présenter une soie filamenteuse courte au segment VI.

T. bathophilus a été récolté en abondance dans les petits lacs parmi les plus froids du vallon de Port-Bielh; il représente 18,4 % des éclosions totales au Gourg Nère Inférieur I à —2 m, et 11,5 % de celles du Gourguet à —1 m. Au lac de Port-Bielh dont c'est le seul Tanytarsini vivant au-delà de 14 m, les larves colonisent la zone « littori-profonde » entre —10 m et —19 m et atteignent leur densité maximale (450 ind./m²) à —19 m, ce qui représente la moitié (48,8 %) du peuplement en Chironomides de cette profondeur.

Dans le vallon d'Estibère, seul le lac Supérieur est colonisé par cette espèce dont les éclosions entre —2 m et —4 m correspondaient en 1967 à 3 % des captures de cette zone.

Au Gourg Nère Inférieur I, les éclosions maximales s'étendent du 8 au 20 juillet; au Gourguet et au lac Supérieur elles durent du 15 juillet au 3 août et, au lac de Port-Bielh à —19 m, du 26 juillet au 8 août, soit avec un décalage de 10 à 15 jours par rapport aux maxima observés dans les lacs moins profonds (*fig.* 14).

T. bathophilus paraît inféodé à la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh, ce qui confirme les récoltes, rares en 1966, nulles en 1967, lorsque les pièges ne dépassaient pas la zone de 13-14 m de profondeur. Néanmoins il peut vivre à moins grande profondeur dans les petits lacs froids du massif. Ce sont avec *Chironomus plumosus* et *Psectrocladius sordidellus* les 3 espèces qui constituent la quasi-totalité du peuplement chironomidien de la zone la plus profonde du lac de Port-Bielh où elles s'adaptent au déficit en O^2 pendant la longue stagnation hivernale.

Au Bodensee, il vit entre 5 m et 30 m de profondeur avec une densité n'excédant jamais 100 ind./m² (Reiss 1968 : 270-271). Il est également commun en Finlande au lac Puruvesi et a été récolté récemment dans deux lacs froids (t° de 10° le 2-7-68) de Laponie finlandaise (Lindeberg 1970 : 310). Toutes les récoltes

mentionnées ci-dessus indiquent le caractère nettement sténotherme d'eau froide de la larve de cette espèce.

Répartition : Allemagne (Kieffer, loc. cit); Alpes, Pyrénées (Reiss, loc. cit.); Finno-Scandinavie (Lindeberg, loc. cit.); Angleterre (?) (Mundie, loc. cit.).

Cladotanytarsus cf. iucundus Hirvenoja 1962.

I
0,5 = 8 (10/8/65)
1,5 = 32 (16/7-10/8/65)
1-2 = 91 (28/7-23/8/67)
4 = 32 (18/8-30/8/67)
A = 48 ♂ (30/6/64) en vol

L
1 = 106 (16/7-29/7/65)
1 = 660 (29/7-18/8/67)
3 = 276 (4/8-18/8/67)
mL = 4 (9/8/65)
300 ♂ (10/8/64) en vol

S
2 = 616 (3/8-23/8/67)
3 = 698 (3/8-23/8/67)

I
GNI
1 = 8 (27/8/65)
1 = 16 (26/7-2/8/66)

GNM
1 = 12 (11/8-24/9/65)
1 = 44 (2/8-24/8/66)
2-3 = 20 (2/8-18/8/66)

Il est difficile de séparer les deux espèces *Cl. iucundus* et *Cladotanytarsus mancus* (Walk.) au stade imaginal.

Cl. iucundus diffère de *Cl. mancus* par certains caractères de la nymphe ayant trait à la corne thoracique et aux épines qui bordent la suture thoracique, caractères représentés par Hirvenoja (1962 : 177), et retrouvés sur nos spécimens. Toutefois, dans la population pyrénéenne, les dimensions de la garniture des segments II à VI (« *grosse Bewaffnung* ») sont intermédiaires entre celles des deux espèces au moins pour les segments V, VI, et se rapprochent de celles de *Cl. mancus* pour les segments II à IV. On peut le voir sur le tableau ci-après où figurent les mesures moyennes (longueur L, largeur l en μ) de 8 nymphes ♂ et de 8 nymphes ♀ comparées avec les données de Hirvenoja (1962 : 179 et 181) concernant *Cl. iucundus* et *Cl. mancus*. Nous avons d'autre part pu constater des variations individuelles importantes autour de ces données biométriques moyennes.

Segment	Population pyrénéenne				Cl. iucundus		Cl. mancus	
	♂		♀					
	L	l	L	l	L	l	L	l
II	45	30	57	33	70	50	50	30
III	76	30	72	32	80	40	80	30
IV	78	30	75	32	80	40	80	30
V	72	30	75	30	80	40	70	20
VI	53	22	50	24	60	30	65	10

Le nombre de soies filamenteuses (32 à 36 : n = 10) se rapprocherait également davantage de *Cl. mancus* (32 - 37) que de *Cl. iucundus* (30 - 34). Les données écologiques concernant ces deux espèces ne sont pas encore suffisantes pour servir de critère de différenciation, quoique nos récoltes laissent penser à une forme psychrosténotherme. En effet, cette espèce atteint sa plus forte densité dans les deux lacs les plus hauts du vallon d'Estibère : en 1967, au lac Long, elle représentait 3,4 % de la totalité des éclosions obtenues dans cinq pièges, et 13,9 % de celles d'un piège placé à la limite des *Sparganium affine* à —1 m; au lac Supérieur elle constituait 10,7 % des éclosions obtenues à partir de quatre pièges placés entre —2 m et —3,5 m.

La période de vol s'étend de la mi-juillet à la fin août avec un maximum fin juillet - début août (*fig.* 14).

Répartition : *Cl. iucundus* connu de Laponie (Hirvenoja 1962 : 178); Saether 1966 : 113) et des Pyrénées (Laville 1966 : 212) est vraisemblablement une forme boréoalpine.

Lauterbornia coracina (Kieffer 1911).

Déversoir lac d'Aumar (2 192 m) - lac d'Aubert (2 148 m) : 6 ♂ (28/8/64) : en vol (Laville 1966 : 212).

*** Micropsectra contracta Reiss 1965.**

PB
1 = 70 (14/7-3/8/65)
3 = 132 (6/7-22/7/66)
5 = 84 (6/7-22/7/66)
3 = 4 (26/7/67)
11 = 4 (11/7/67)
1,5 = 52 (11/7/68)
2,5 = 24 (11/7/68)
7 = 12 (11/7/68)

I
1 = 216 (29/6-28/7/65)

V
0,5 = 36 (29/6/65)
0,5 = 4 (13/7/66)

GNM
1 = 92 (7/7-12/7/66)

G
1 = 178 (7/7-26/7/66)

Reiss (1965 : 228-232) distingue cette espèce de *Micropsectra praecox* Meig., en se fondant sur des critères morphologiques et écologiques. *M. contracta* est une forme qui colonise la zone profonde des grands lacs oligotrophes de la chaîne alpine : Bodensee, Millstättersee, lacs des Quatre-Cantons et de Lugano (Reiss 1968 : 274).

Au Bodensee, les larves sont présentes de —5 m à —210 m, mais abondent entre 30 m et 100 m de profondeur dans la partie correspondant au Ueberlinger See où elles peuvent atteindre des

densités de l'ordre de 4 700 ind./m². Cette abondance est attribuée par Reiss à la richesse en carbone organique de ce secteur du Bodensee.

C'est le Tanytarsien dominant des deux lacs de haute montagne du Tyrol : le Vorderer et le Hinterer Finstertaler See situés respectivement à 2 237 m et 2 256 m d'altitude (Pechlaner 1970 : 344).

Au lac de Port-Bielh, *M. contracta* atteint sa plus forte densité entre —1 m et —5 m avec 5 à 12 % de la population chironomidienne de cette zone; on peut le récolter jusqu'à —11 m. Les éclosions maximales se font lorsque la température du lac est de 7° - 8° C. Cette espèce colonise également la zone côtière des petits lacs au régime thermique froid, tels le Gourg Nère Moyen (5,6 % des éclosions en 1966), le Gourguet (10 % des éclosions en 1966) ainsi que le lac Vert et le lac de l'Ile (25,5 % des éclosions en 1965). Ces deux dernières nappes d'eau, peu profondes, où circule un courant qui les renouvelle en permanence sont soumises pendant l'été à de larges amplitudes journalières de température.

La période de vol qui dure tout le mois de juillet commence dès la fin juin au lac de l'Ile (*fig.* 14) et dans la partie du déversoir du lac de Port-Bielh, plus précocement dégelée.

C'est avec *Tanytarsus miriforceps* K., le Tanytarsini dont les éclosions sont le plus précoces; il peut être considéré, à cette altitude, comme une forme de printemps. Au Bodensee, les éclosions, sans maximum apparent, s'échelonnent de début avril à fin octobre (Reiss, loc. cit.).

Répartition : connue jusqu'à présent de la région alpine (Reiss, loc. cit.; Pechlaner, loc. cit.) et probablement de Laponie (Lindeberg 1970 : 307, sub. *Micropsectra* sp IV = cf. *contracta*). Sa récolte dans les Pyrénées laisse augurer une répartition boréo-alpine.

Espèce nouvelle pour la France.

Micropsectra foliata Laville 1965.

$^{mS}_{0,5}$ = 16 (26/8-21/10)

$^{V}_{0,5}$ = 4 (20/10/65)
$^{V}_{0,5\text{-}0,8}$ = 1 078 (30/8-19/10/66)

$^{I}GNI_{1}$ = 8 (6/10/65)

$^{II}GNI_{1}$ = 8 (6/10/65)

Cette espèce, vraisemblablement crénophile et oxybionte selon Lehmann (1971 : 50), est très abondante au lac Vert dans une anse particulièrement riche en détritus de coloration brun foncé, dépo-

sés par l'effluent du Gourg Nère Inférieur II; elle représentait, en 1966, 46,9 % des éclosions obtenues à partir de deux pièges placés entre 0,5 et 0,8 m de profondeur.

Nous avons également observé quelques éclosions dans la mare proche du lac Supérieur d'Estibère où *M. foliata* cohabite avec *Tanytarsus fimbriatus* Reiss et Fittkau et *Pentapedilum tritum*.

C'est un des Chironomides dont la période de vol maximale est la plus tardive puisqu'elle se situe en septembre et peut se prolonger jusqu'au 21 octobre (*fig.* 14). Les éclosions du début du mois de juillet signalées précédemment (Laville 1965 : 80) ont été obtenues par élevage et n'ont pu être observées à nouveau dans la nature.

Répartition : *M. foliata* doit avoir une plus large répartition que celle connue actuellement : Mittelgebirge centrales, Pyrénées (Laville 1965 : 73; Lehmann, loc. cit.); Delta du Rhône (Laville et Tourenq 1968 : 76).

Micropsectra recurvata Goetghebuer 1928.

A = 7 ♂ (30/6/64) en vol.

Les imagos ont été capturés en vol au-dessus des Sphaignes et Hypnacées de la rive droite du lac d'Anglade. Cette Micropsectra psychrosténotherme et crénobionte (Lehmann 1971 : 503), a été signalée dans les Alpes dolomitiques aux abords d'une mare située à 1 756 m d'altitude, et dans les Alpes suisses à 1 300 m, près de la rivière Säntis par Reiss (1968a : 122).

Répartition : Laponie, Groenland oriental, Lettonie, Angleterre, Belgique (Thienemann, 1941 : 149; Lindeberg 1970 : 307); Écosse (Morgan et Waddel 1960 : 66); Pyrénées (Laville 1966 : 213); Alpes (Reiss, loc. cit.); Allemagne (Lehmann, loc. cit.).

Neozavrelia fuldensis Fittkau 1954.
(syn. = *pyrenaea* Fittkau 1954 : Reiss 1968b : 14).

Déversoir Aumar/Aubert
= 6 ♂ 1 ♀ (24/8/64) en vol.

M = Nombreux ♂♂, ♀♀, E (30/6/64) filet à drift.

î = 2 ♂ (10/8/64) en vol.

I
GNI
1 = 1 ♂ (18/8/66)
1 ♂ (24/8/66)

G
4 = 1 ♂ (9/8/66)

Dans son étude taxonomique et phylogénique des espèces paléarctiques du genre *Neozavrelia*, Reiss (loc. cit.) a établi la synonymie de *N. pyrenaea* et de *N. fuldensis* toutes deux décrites par Fittkau (1954 : 171-176).

N. fuldensis est une espèce sténotherme d'eau froide, rhéophile, récoltée le plus souvent dans les Méandres et beaucoup plus rare-

ment en faciès lénitique au Gourguet et au Gourg Nère Inférieur I, deux milieux comparables à des sources limnocrènes froides.

Elle a également été signalée dans la zone de ressac du Bodensee sur les pierres recouvertes de Cyanophycées (Reiss 1968 : 275).

Répartition (Reiss 1968a : 122; 1968b : 15) : Mittelgebirge (Rhön), Alpes et Préalpes (Déversoir Lunzer Untersee), Espagne (Monts Cantabriques), Pyrénées centrales (Barèges, Néouvielle); *N. fuldensis* manque dans les plaines du nord de l'Allemagne, dans les Iles britanniques et en Scandinavie.

Paratanytarsus austriacus Kieffer 1924.

PB
1 = 78 (23/7 et 24/9/65)
2,5 = 12 (18/7/68)
1,7 = 4 (18/9/68)
7 = 4 (18/9/68)
5 = 12 (27/7/66)

I
1,5 = 4 (5/7/67)

$\hat{I}$
1 = 4 (16/7/65)

L
1 = 32 (10/7-29/7 et 8/9-22/9/65)
1 = 64 (13/7/67)

S
0,5-1 = 46 (10/7/65)
2-3,5 = 0 (1967)

V
0,5-0,8 = 436 (19/8-15/9-24/9/65)
0,5-0,8 = 204 (5/7-18/8-30/9/66)

GNI_I
1 = 76 (14/7-9/9-24/9/65)
1 = 24 (7/7-12/7-1/9-20/9/66)

GNI_{II}
1 = 16 (27/8-15/9/65)
1-2 = 8 (12/7-18/8-15/9/66)

GNM
1 = 32 (14/7/65)
1 = 16 (7/7-22/7/66)

G
1 = 228 (14/7-11/8 et 15/9-6/10/65)
1 = 36 (23/7-24/8 et 15/9/66)
2-4 = 20 (24/8 et 21/9-20/10/66)
1,5 = 52 (11/7-21/8 et 12/9-2/10/68)
2,5 = 28 (21/8 et 12/9-2/10/68)
3-3,5 = 16 (18/7-29/8/68)

Cette espèce est assez largement répandue dans la zone « littorale » de tous les petits lacs prospectés, depuis le lac Inférieur jusqu'au lac Supérieur d'Estibère, sans y atteindre de très fortes densités si ce n'est au Gourguet avec, en 1965, 23,3 % des éclosions totales. Ce fut également le cas en 1965 au lac Vert où *P. austriacus* représentait 27,5 % du total des éclosions obtenues à partir de deux pièges. En 1966, dans les mêmes conditions, le pourcentage n'était plus que de 8,7 %. Dans le lac de Port-Bielh des larves ont été récoltées jusqu'à une profondeur de —8 m, mais elles ne paraissent pas jouer un rôle quantitatif important.

La période de vol des adultes se situe du début juillet aux premiers jours d'octobre avec, au lac Vert, un seul maximum fin août - début septembre alors que, au Gourguet, un premier mode

apparaît début juillet et un deuxième fin septembre-début octobre (*fig.* 15). Ce décalage de deux mois entre les deux modes ne paraît pas suffisant pour permettre le développement d'une deuxième génération (les températures enregistrées au cours de cette période varient entre 9° C et 13,5° C) et peut être lié au caractère psychrosténotherme de la larve. Au Lunzer Mittersee (767 m) les éclosions s'échelonnent d'avril à septembre (Thienemann 1951 : 622)).

Dans les Alpes, Thienemann (1936 : 187, sub. *Lundstroemia pseudopraecox* G.) la signale en Haute-Bavière, au Badersee (766 m), au Schachensee (1 682 m) et au Stuibensee (1 923 m). Reiss (1968a : 122) souligne son abondance dans des étangs de la région de Chamonix vers 880 m d'altitude ainsi que dans les lacs du Totensee (2 012 m) et du Karensee (1 530 m).

Le plus souvent récolté en milieux stagnants (lacs, étangs, lacs-sources, sources) *P. austriacus* serait vraisemblablement, selon Brundin (1949 : 789), une espèce eurytherme. Cependant, une grande partie des récoltes provenant de la région arctique, Laponie et massifs montagneux (Alpes, Tatras, Pyrénées, Chaîne Cantabrique) semble indiquer le caractère orophile de cette espèce.

Répartition : du Nord de l'Espagne, des Pyrénées et des Alpes jusqu'au Spitzberg, et des Iles Britanniques jusqu'aux Tatras (Brundin, loc. cit.; Thienemann, loc. cit.; Reiss 1968 : 212; Lindeberg 1970 : 307; Lehmann 1971 : 504).

France : Pyrénées-Orientales : lac Bleu de la Têt (2 455 m) (Bertrand 1953 : 78).

Espagne : Catalogne orientale : lac Paderne (2 124 m), Bertrand, loc. cit.) ; Chaîne Cantabrique : Picos de Europa (1 800 m) (Bertrand 1956 : 94) ; Province de Santander : lagune supérieure de las Pozos (1 800 m), (Bertrand, in litt.).

Paratanytarsus laccophilus Edwards 1929.

syn. = *Monotanytarsus boreoalpinus* Thienemann 1951 : (Reiss 1968 : 215).

PB
2,5 = 16 (21/8/68)
10 = 8 (30/8/68)
7 = 8 (18/8-24/8/67)

I
1,5 = 4 (28/7/65)
1,5 = 4 (4/8/67)

A
1 = 4 (25/7-22/9/65)
2 = 6 (28/7/67)

mi
0,5 = 32 (10/7/65)
34 ♂ (10/8/64) en vol

mL = 70 ♂ (10/8/64) en vol

S
2 = 20 (3/8/67-23/8/67)
3-3,5 = 1 070 (28/7-3/8/67)

Assez peu fréquent dans les petits lacs et mares du vallon d'Estibère, *P. laccophilus* colonise plus particulièrement la zone profonde ($p > 3$ m) du lac Supérieur dont elle représentait, en 1967, 10,6 % des émergences totales de Chironomides dénombrées dans deux pièges.

Quelques imagos ont été également capturées au lac du Port-Bielh jusqu'à une profondeur de —10 m. Les éclosions ont lieu entre le 7 juillet et le 23 août avec, au lac Supérieur, un net maximum fin juillet-début août (*fig.* 15).

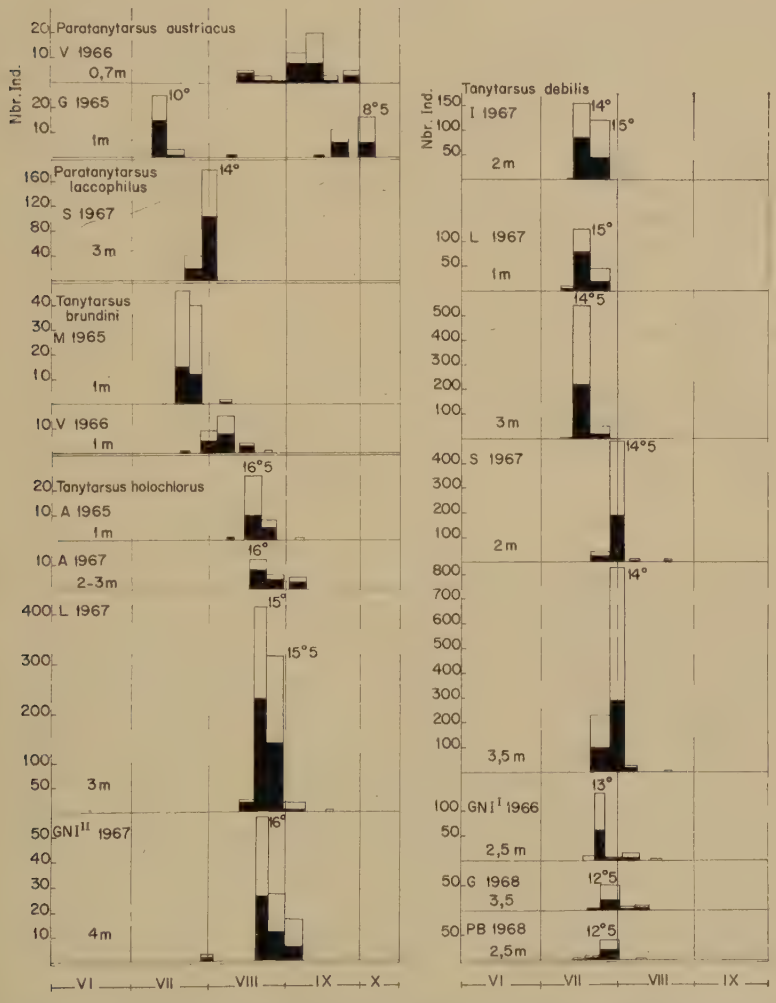


Fig. 15. — Diagramme des émergences de *Paratanytarsus austriacus, Paratanytarsus laccophilus, Tanytarsus brundini, Tanytarsus holochlorus, Tanytarsus debilis* dans différentes stations du massif de Néouvielle. Les nombres correspondent à la surface d'un piège ($S = 0{,}25$ m²).

Dans les Alpes, les récoltes proviennent essentiellement de la zone alpine ou subalpine : étang à truites du Lunzer Untersee (608 m), Lunzer Obersee (1 113 m.), Schachensee (1 682 m) et lacs et mares de la région de Grimsel vers 2 000 m (Thienemann 1951 : 625). Reiss (1968a : 123 et 125) signale cette espèce commune dans un étang de la région de Chamonix situé à 2 000 m d'altitude et au Voralberg dans le Lunersee (2 100 m); il la considère comme le seul Chironomide lacustre à répartition strictement boréo-alpine, c'est-à-dire sans population relicte dans les Mittelgebirge.

Répartition : Angleterre (Edwards 1929 : 409); Laponie suédoise, Alpes, Pyrénées (Thienemann, loc. cit); Sud de la Finlande (Lindeberg 1958 : 35); Laponie filandaise (Lindeberg 1970 : 307).

France : Pyrénées-Orientales : région des Bouillouses dans l'étang de la Comasse (2 150 m) et dans l'étang de Soubirans (2 309 m) (Bertrand 1953 : 78).

Espagne : Sierra Segundera (Sud de la Chaîne Cantabrique), (Bertrand 1956 : 94).

Tanytarsus brundini Lindeberg 1963.

M
1 = 29 ♂ 63 ♀ (25/5/65)
23 ♂ 57 ♀ (28/5/65)
1 ♂ 1 ♀ (10/8/65)

V
0,5 = 12 (3/8/65)
0,5 = 118 (23/7-25/8/66)

I
1 = 4 (9/8/65)

GNI
1 = 4 (26/7/66)
4 (2/8/66)

Dans nos récoltes, les imagos sont vert pâle et leurs exuvies dépourvues de garniture sur le tergite II.

Les caractères morphologiques de l'exuvie nymphale de la population du Néouvielle correspondent à ceux décrits par Lindeberg (1963 : 129) pour *T. brundini* : absence de plaques de spinules du tergite II; 1, 1, 3, 5 ou 1, 1, 2, 5 soies filamenteuses aux segments V-VIII; 27-32 soies filamenteuses soit 29 en moyenne (n = 10) à chaque lobe du segment anal. La corne thoracique, longue de 500 μ environ, garnie de courtes soies sur plus de la moitié antérieure, diffère quelque peu de celle représentée par Lindeberg (loc. cit., *fig.* 9).

L'imago ♂ présente les caractères suivants : longueur de l'aile 1,9-2,1 mm; LR = 2,08-2,18 (m = 2,12); AR = 0,86-0,97 (m = 0,91); longueur (en μ) des palpes labiaux I-IV : 30, 120, 135, 210; hypopyge : 4-7 épines sur la pointe anale (moyenne 5,3 n = 17) et 2,3 ou 4 soies à sa partie antérieure; extrémité distale de l'appen-

dice 1a spiralée. Tous ces caractères sont proches de ceux des spécimens de *T. brundini* du lac Puruvesi (le LR correspondant en particulier à celui des individus de la deuxième génération : 2,00-2,17 (m = 2,08) mesuré le 17 août 1960). Toutefois, les imagos ♂ et ♀ ont une coloration entièrement vert pâle, sans bandes mésonotales ni mésosternum ni métanotum noir ou brun foncé comme chez *T. brundini* sensu Lindeberg.

Cette variation dans la pigmentation peut être un caractère dépendant de la température comme cela a été observé par Mothes (1968 : 94) chez l'espèce voisine *Tanytarsus curticornis* K.; en effet, les individus du Stechlinsee dont les caractères morphologiques les rapprochent de la « Mutenianjöki population » de Lindeberg ont, au printemps, une coloration thoracique plus foncée que ceux, entièrement verts, qui éclosent en été.

Les formes claires du Néouvielle dont la période maximale d'éclosion se situe entre la fin juillet et la mi-août (*fig.* 15) pourraient bien représenter la forme estivale de *T. brundini,* la température des milieux où on la trouve variant entre 16° C et 19° C pendant cette période.

T. brundini est connu de la zone littorale (p < 5 m) du lac oligotrophe Puruvesi avec deux générations annuelles, et également, de milieux saumâtres (salinité : 6 %) de la côte S-O de Finlande (Lindeberg 1963 : 124). Il est signalé, dans différents biotopes du Bodensee jusqu'à 10 m de profondeur, comme le *Tanytarsus* le plus fréquent (Reiss 1968 : 278). Cet auteur (1968a : 122) l'a rencontré également au lac Majeur et dans un lac des Alpes tyroliennes, le Haldensee (altitude 1 000 m), Lehmann (1971 : 506) l'a signalé dans la rivière Fulda (Allemagne).

Dans le massif de Néouvielle, cette espèce a presque uniquement été récoltée dans les zones à courant lent des Méandres ou du lac Vert où s'accumule une vase noirâtre riche en matière organique. Dans ces stations, elle cohabite avec *Thienemannimyia laeta* et peut, comme elle, être considérée comme rhéobionte n'ayant jamais été capturée en faciès nettement lénitique.

Répartition : Sud Finlande, Suède, ? Holstein, ? Angleterre (Lindeberg, loc. cit.); Pyrénées (Laville 1966 : 213); Alpes (Reiss, loc. cit.); Allemagne (Lehmann, loc. cit.).

Selon Reiss (loc. cit.), il est vraisemblable que de nombreuses citations de *T. curticornis* doivent se rapporter à *T. brundini*[1].

1. Une récente étude de Mothes (1971 : 149) a montré qu'il s'agit en fait de deux variétés d'une même espèce : *T. curticornis.*

*** Tanytarsus fimbriatus Reiss et Fittkau 1971.**

mS = 256 (21/8-26/8/65).

Cette espèce, tout nouvellement décrite (Reiss et Fittkau 1971 : 118-120), est caractérisée par des bandes mésonotales du thorax brun foncé et bien séparées, un tergite I entièrement brun clair, et une tâche également brun clair au centre et au bord anal des tergites 2-5. L'hypopyge ♂ (Reiss et Fittkau, loc. cit., *fig.* 29-31) ressemble à celui de *Tanytarsus holochlorus* Edw. et s'en différencie par l'absence de soies sur le tergite anal et la présence, à l'appendice 2a, de 6 soies foliacées dont l'une apparaît frangée à son extrémité, du moins sur les exemplaires du Néouvielle.

Sa préférence pour les petites pièces d'eau (mares, mares temporaires), sa présence dans la région méditerranéenne (Algérie et Marismas du Guadalquivir où elle peut supporter des concentrations salines allant de 0,5 ‰ à 0,10 ‰) permettent à Reiss et Fittkau de conclure à une thermophilie marquée de la larve.

Répartition : largement répandue dans la zone paléarctique : Nord et Ouest de l'Allemagne, Sud de l'Espagne, Algérie et Sibérie orientale (Reiss et Fittkau, loc. cit.)

Nouvelle pour la France.

Tanytarsus holochlorus Edwards 1929.

I
1,5-2 = 9 (23/8-30/8/67)

A
1 = 160 (10/8-8/9/65)
1,5-2,5 = 53 (23/8-8/9/67)

Î
1 = 8 (21/8/65)

L
1 = 26 (9/8-14/9/65)
1 = 2 160 (18/8-8/9/67)
2,5-3,5 = 3 097 (18/8-21/9/67)

I
GNI
1 = 12 (27/8-15/9/65)
1 = 8 (24/8-7/9/67)

II
GNI
1 = 132 (12/8-15/9/65)
1,5 = 154 (10/8-24/8/66)
4 = 256 (10/8-1/9/66)
1,5 = 224 (8/8-31/8/67)
4 = 390 (2/8-7/9/67)
1,5 = 72 (7/8-29/8/68)
4 = 44 (21/8-5/9/68)

GNM
1 = 12 (14/9-24/9/65)

La plupart des imagos récoltées entre la mi-août et le début septembre (*fig.* 15) ne présentent pas une coloration entièrement vert pâle, mais au contraire une couleur brun clair à brun foncé au niveau des bandes mésonotales, des mésopleures moyennes, du mésosternum inférieur, du metanotum et d'une bande médio-transversale du pronotum. C'est le *Tanytarsus* dont les éclosions sont le plus tardives. Il colonise, dans le massif de Néouvielle, des milieux plus froids que ceux où on le rencontre habituellement et qui sont situés, en général, en plaine et en moyenne altitude. Lindeberg (1963 : 123) a déjà observé, dans les populations des « Rockpools » de Tvärmine, que les imagos qui émergent en

octobre sont nettement plus sombres que ceux qui éclosent lorsque la température est plus élevée. Cette influence de la température sur le degré de pigmentation, déjà évoquée au sujet de *T. brundini*, a été montrée expérimentalement par Moeller (1964 : 364) pour l'espèce *Chironomus halophilus* K., dont il a obtenu des formes de moins en moins pigmentées lorsqu'il réalisait des élevages entre 10° C et 25° C.

L'exuvie nymphale des spécimens pyrénéens présente quelques caractères différents de ceux décrits par Krüger (1945 : 1 092-1 094) : la corne frontale, longue de 66 μ, a une coloration brune et une soie terminale de 105 μ; le segment VI possède une soie postérieure plus courte que les soies LS des segments VII et VIII mais toujours nettement plus longue que les deux soies antérieures L du même segment. Les soies LS des segments V-VIII se répartissent ainsi : 0, 1, 4 (3), 5. Celles de chaque lobe anal sont au nombre de 37-46, chiffre inférieur à celui des spécimens étudiés par Krüger (47-62).

Dans le massif de Néouvielle nous avons récolté *T. holochlorus* depuis les Laquettes (2 080 m) jusqu'au lac Long (2 238 m) qui marque sa limite altitudinale : il fait défaut ou subsiste rarement dans les lacs les plus froids situés au-dessus. C'est dans le lac Long qu'il rencontre les meilleures conditions écologiques puisque il y est le Chironomide dominant avec 41,2 % des éclosions totales en 1967.

Sa période de vol (*fig.* 15) s'étend du 7 août au 24 septembre, ce qui, à cette altitude, correspond à une forme d'automne : il est univoltin.

En plaine, cette espèce a deux générations par an : Mundie (1957 : 199-200), dans un réservoir du Middlesex, trouve une distribution bimodale dans les éclosions; le premier mode en juin puis le deuxième en automne (fin septembre-début octobre) correspondent chacun à une génération.

En Suède, au lac Erken, à une première génération qui éclot en juin, fait suite une seconde en août-septembre (Sandberg 1969 : 146) qui coïncide avec l'unique génération du massif de Néouvielle.

Reiss (1968 : 277-280) signale également deux générations, l'une en été, l'autre en automne, dans la zone littorale du Bodensee ($p < 3$ m) dont c'est un des *Tanytarsus* les plus fréquents.

Les larves de *T. holochlorus*, eurytopes, sont connues de la zone littorale d'étangs, de mares, de lacs et aussi dans des eaux à courant lent (Krüger, loc. cit.) ainsi que dans les « Rockpools » (Lindeberg 1958 : 189).

Dans les Alpes, elle est signalée au Pflegersee (844 m) et aux Lunzer Untersee (608 m) et Obersee (1 163 m), (Krüger, loc. cit.; Thienemann 1950 : 159).

Répartition : largement répandue en Europe (Brundin 1949 : 802; Strenzke 1951 : 682; Albu 1966 : 148).

France : Pyrénées : lacs subalpins (Laville 1966 : 213).
Massif Central (Verneaux 1968 : 130).

Tanytarsus miriforceps Kieffer 1920.

PB
5 = 4 (22/7/66)
8 = 8 (2/8/66)
10-12 = 8 (27/7-2/8/66)
3 = 12 (18/7-26/7/67)
7 = 8 (26/7/67)
11 = 4 (26/7/67)
1,5 = 48 (11/7/68)
2,5 = 4 (11/7/68)
10 = 20 (18/7-25/7/68)
11 = 4 (25/7/68)
13 = 4 (25/7/68)

I
1 = 12 (29/6-8/7/65)

S
1 = 12 (10/7-16/7/65)
2 = 162 (20/7-3/8/67)
3,5 = 42 (20/7-3/8/67)

I
GNI
1 = 20 (2/7-14/7/65)
1-2 = 6 (7/7-12/7/66)

G
1 = 4 (14/7/65)
1 = 32 (7/7-23/7/66)
2 = 8 (7/7/66)
4 = 36 (7/7/66)

T. miriforceps se rencontre dans les milieux froids mais jamais en abondance. Il atteint sa plus forte densité au lac Supérieur d'Estibère à —2 m où il ne représente cependant que 2 % des éclosions totales. Au lac de Port-Bielh les larves atteignent la profondeur de 13 m.

Au lac de l'Ile les premières éclosions commencent dès la fin juin. Dans les lacs supérieurs, la période maximale des émergences se situe pendant la deuxième quinzaine du mois de juillet, les températures de l'eau variant entre 8° C et 14° C.

Dans les Alpes, ce *Tanytarsus* est signalé par Thienemann (1950 : 159) dans les lacs Lunzer Untersee (608 m) et Obersee (1 168 m) et par Reiss (1968a : 122) dans deux lacs subalpins le Kalbelesee (1 679 m) au Vorarlberg, et le Misurinasee (1 756 m) dans les Dolomites.

Répartition : Allemagne (Holstein, Mecklembourg, Brandebourg) (Thienemann, loc. cit.; Mothes 1966 : 259); Ecosse (Morgan et Waddel 1961 : 129); Pyrénées (Laville 1966 : 214); Alpes : Lucerne : lac des Quatre-Cantons (Reiss et Fittkau 1971 : 132).

Tanytarsus nemorosus Edwards 1929.

I
1,5-2 = 235 (20/7/67)

A
1 = 50 (10/7-25/7/65)
1,5-2,5 = 339 (20/7-28/7/67)

L
1 = 4 (18/8/67)

Thienemann (1935 : 88-90) décrit la larve et la nymphe de *T. nemorosus* qu'il classe dans le sous-groupe *virens* K. à l'intérieur du groupe *gregarius*, les nymphes des deux espèces, *T. virens* et *T. nemorosus*, étant semblables.

La caractéristique essentielle du groupe *gregarius*, au stade nymphal, est la présence de deux longues soies filamenteuses sur la face dorsale de chaque lobe anal, le sous-groupe *virens* se distinguant par la présence de deux zones spinuleuses, plus ou moins arrondies, sur le tergite II (Bause 1913 : 91, *fig.* 68).

Nous donnons quelques précisions concernant les caractères morphologiques de la nymphe de *T. nemorosus* d'après l'étude de spécimens de la population pyrénéenne.

La corne thoracique, tubuleuse, longue de 700 à 800 μ, annelée sur sa quasi-totalité, porte quelques très courtes soies (une quarantaine environ) sur sa moitié distale. Ces soies, visibles à un grossissement de 250 × sont parfois difficiles à observer, si l'orientation de la préparation n'est pas adéquate, du fait de leur insertion sur un seul côté de la corne.

Les cornes frontales sont terminées chacune par une soie longue de 130 μ.

Longueur (en μ) de la garniture d'épines des tergites abdominaux II à VI (*grosse Bewaffnung*) : 30, 65, 75, 75, 60 sur 20 μ de large au segment II et 15 μ aux segments III-VI.

La garniture de fines spinules (*kleine Bewaffnung*) au segment II va du milieu du tergite au bord anal avec, au centre, une zone inerme.

Quelques spinules se répartissent dans la partie antérieure entre les deux plaques d'épines aux segments II et III, aux angles antérieurs du segment VIII et sur le bord antérieur du segment anal.

Chaetotaxie latérale : deux courtes soies L, l'une à l'avant du segment I, l'autre à l'arrière; deux courtes soies L à l'avant, une autre à l'arrière des segments II-IV; deux courtes soies L à l'avant du segment V; soies LS (longues de 180 à 250 μ) des segments V-VIII : 1, 3, 4, 4 (1, 3, 3, 4, chez le type décrit par Thienemann, loc. cit).

Chaque lobe anal est bordé de 22-27 soies LS longues de 500 μ environ.

Selon Thienemann (1929 : 99), la nymphe de *T. virens* K. (sub. *Clinotanytarsus virens*) porte 4 soies LS au segment VIII. Aussi

nous semble-t-il peu probable que cette nymphe corresponde à celle de *T. curticornis* sensu LINDEBERG qui possède 5 LS à ce segment, éventualité envisagée par LINDEBERG (1963 : 119 et 127). En effet, le nombre de soies LS au VIII[e] segment paraît être un caractère spécifique fixe, seul celui des segments antérieurs (V-VII) est susceptible de variations individuelles.

Ainsi pouvons-nous caractériser le sous-groupe *virens* au stade nymphal par les faits suivants : 2 plaques d'épines sur le 2[e] tergite abdominal; 4 soies LS de part et d'autre du 8[e] segment; deux cornes thoraciques tubuleuses garnies de très courtes soies.

La nymphe de *Tanytarsus debilis* (Mg.) peut être rangée dans ce sous-groupe *virens*. THIENEMANN (1950 : 158) classe dans ce même sous-groupe les deux espèces *Tanytarsus glabrescens* Edw. et *Tanytarsus veralli* G.

T. debilis et *T. veralli* sont deux espèces voisines dont les hypopyges ♂ sont proches (BRUNDIN 1947, *fig.* 108 et 109); aussi n'est-il pas étonnant que l'étude de leur nymphe permette de les ranger dans le même sous-groupe.

Deux autres espèces, *Tanytarsus innarensis* Br. (BRUNDIN 1947 : 72, *fig.* 110) et *Tanytarsus excavatus* Edw. (EDWARDS 1929 : 417, *fig.* 15d), formes très proches de *T. nemorosus*, pourraient également faire partie de ce sous-groupe *virens*; seule la connaissance de leur stade nymphal permettra de confirmer cette hypothèse.

Dans le vallon d'Estibère, *T. nemorosus* est le Tanytarsien dominant du lac d'Anglade (17,3 % des éclosions totales). Le lac Long où il devient plus rare représente sa limite altitudinale qui coïncide avec la limite forestière du vallon. Nous constatons que cette espèce n'a jamais été récoltée dans le vallon de Port-Bielh dont tous les milieux prospectés sont situés au-dessus de la forêt de pins (*Pinus uncinata*).

La période de vol la plus intense correspond à la deuxième quinzaine de juillet; les éclosions peuvent se prolonger jusqu'à la mi-août. Dans les lacs du Sud de la Suède, c'est une forme d'été dont les éclosions ont lieu de début juin à la fin août (BRUNDIN 1949 : 806).

Dans les Alpes bavaroises, *T. nemorosus* est signalé dans le Eibsee (972 m), (THIENEMANN 1935 : 89) et comme étant la forme dominante du Pfrillensee (973 m) et du Pflegersee (844 m) avec déjà de nombreuses éclosions en avril-mai (THIENEMANN 1936 : 186).

Répartition : Sud de la Suède, Finlande, Angleterre, Alpes (BRUNDIN, loc. cit.); Pyrénées (LAVILLE 1966 : 213); Lacs du Brandebourg (REISS et FITTKAU 1971 : 144).

Tanytarsus debilis (Meigen 1830).

syn. = *Tanytarsus samboni* Edw. 1929 (Reiss et Fittkau 1971 : 151).

PB
1 = 2 (3/8/65)
3 = 8 (2/8/66)
3 = 16 (8/8-24/8/67)
6 = 88 (18/8-24/8/67)
7-8 = 34 (2/8-24/8/67)
1,5 = 40 (25/7-1/8/68)
2,5 = 184 (25/7-13/8/68)
7 = 36 (1/8-13/8/68)

I
1,5 = 8 (16/7/65)
1,5 = 84 (20/7-28/7/67)
2 = 1 070 (13/7-28/7/67)

A
1 = 224 (16/7-28/7/65)
1,5 = 400 (28/7-18/8/67)
2,5 = 48 (4/8-18/8/67)

Î
1 = 32 (25/7-3/8/65)

L
1 = 184 (10/7-16/7/65)
1 = 716 (13/7-29/7/67)
2,5-3,5 = 2 374 (13/7-29/7/67)

S
2-3 = 2 045 (28/7-23/8/67)
3,5 = 6 848 (28/7-23/8/67)

I
GNI
1 = 292 (14/7-3/8/65)
1 = 180 (22/7-26/7/66)
2 = 668 (22/7-18/8/66)

II
GNI
1 = 8 (23/7/65)
1 = 28 (6/7/66)
4 = 12 (12/7/66)
4 = 18 (11/7-26/7/67)
1 = 28 (10/7-1/8/68)
4 = 46 (10/7-1/8/68)

GNM
1 = 340 (23/7-11/8/65)
1 = 80 (22/7-26/7/66)
2-3 = 258 (22/7-26/7/66)

C'est le Tanytarsini le plus largement répandu dans tous les milieux d'eau stagnante du massif de Néouvielle : petites mares du lac Long et du lac de l'Ile (Laville 1966 : 213, sub. *T. samboni* Edw.), petits lacs (p. < 5 m) dont il colonise de préférence la zone vaseuse profonde, lac de Port-Bielh jusqu'à 7-8 m de profondeur.

Il atteint sa plus forte densité aux lacs Supérieur et Long d'Estibère avec respectivement, en 1967, 53 % et 29 % des éclosions totales de Chironomides.

Les émergences (*fig.* 15) s'échelonnent pendant les mois de juillet et d'août avec un maximum, fin juillet aux lacs Inférieur et Long, ou début août au lac Supérieur. Les éclosions maximales du lac d'Anglade en 1967 étaient décalées de 15 jours par rapport à celles des précédents milieux.

Au Loch Dunmore (Ecosse), Morgan et Waddel (1961 : 129) étudiant la phénologie journalière de *T. debilis*, pensent à deux générations annuelles; au cours de la première, en mai, la période maximale d'émergence se situerait entre 20 et 22 heures.

Dans les Alpes, *T. debilis* est signalé par Reiss (1968a : 122) au Haldensee/Tyrol (1 000 m) et au Sarner See (467 m).

Répartition : Suède, Grande-Bretagne, Holstein (Brundin 1949 : 807); la récolte la plus septentrionale a été effectuée au Sud de

la Suède, au lac Erken (Sandberg 1969 : 151) ; Hollande, Nord et Ouest de l'Allemagne, Autriche, Suisse (Reiss et Fittkau 1971 : 152).

France : Pyrénées (Laville, loc. cit.).
Massif Central : lac Montcineyre (1 174 m) et lac Chauvet (1 166 m) (Verneaux 1968 : 131).
Jura : rivière les Doulonnes (Verneaux 1968a : 36).

3. — ESSAI DE GROUPEMENTS BIOGÉOGRAPHIQUES DES CHIRONOMIDES RÉCOLTÉS

Dans le chapitre précédent, consacré à l'étude faunistique, nous avons indiqué la répartition géographique détaillée des différentes espèces récoltées. Au cours du développement qui va suivre nous essayerons de préciser leur aire d'extension, en tenant compte du point de vue de Thienemann (1941 : 146) à qui l'on doit la première synthèse biogéographique des Chironomides effectuée à la suite de son importante étude de la faune chironomidienne de Laponie. Cet auteur écrit : « Les considérations biogéographiques sont toujours limitées aussi loin que nos connaissances présentes paraissent atteindre. Une nouvelle récolte peut soudain faire apparaître un tout nouveau point de vue et les conclusions antérieures devenir erronées. Même la région la mieux prospectée peut encore réserver des surprises. »

Cette assertion est toujours vraie d'autant que chaque révision systématique amène immanquablement des révisions d'ordre biogéographique. C'est ainsi que *Corynoneura scutellata*, considérée par Thienemann (1950a : 177) comme une espèce cosmopolite, se trouve limitée à la région paléarctique depuis la révision du groupe *Corynoneura* par Schlee (1968 : 43). De même, Reiss (1968a : 124) considérait *Micropsectra contracta*, espèce vivant essentiellement dans la zone profonde des grands lacs en bordure de la chaîne alpine (Lacs de Constance, de Lugano, des Quatre-Cantons...), comme un éventuel endémique alpin; sa découverte dans les Pyrénées (p. 264) et peut-être en Laponie (Lindeberg 1970 : 307) paraît un argument, du moins pour l'instant, en faveur d'une répartition boréoalpine.

Un autre exemple concerne *Heterotrissocladius marcidus* et *Psectrocladius barbimanus* qui, avant leur récente découverte en Amérique du Nord (Saether 1969 : 45 et 79) semblaient avoir, en Europe, une distribution boréoalpine.

Aussi nous bornerons-nous à ranger les 74 espèces spécifiquement déterminées de notre étude en trois groupes principaux : cosmopolite, holarctique, paléarctique, en délimitant, au sein des

deux derniers, des sous-groupes correspondant à des aires de répartition définies.

Les espèces sont qualifiées de cosmopolites lorsqu'elles ont été récoltées dans les deux hémisphères.

Les espèces holarctiques se rencontrent à la fois sur le continent paléarctique et sur le continent néarctique : c'est là que se rangent naturellement toutes les espèces communes à l'Europe et à l'Amérique du Nord (Canada + U.S.A.).

Dans le groupe paléarctique nous distinguons d'une part les espèces présentes depuis les régions arctiques jusque vers le sud de l'Europe avec une extension plus ou moins grande, les espèces européennes inconnues des régions arctiques d'autre part, et enfin les espèces boréoalpines. Ce dernier ensemble comprend les formes définies par THIENEMANN (1950 : 529-530) comme ayant une répartition typiquement boréo-alpine, c'est-à-dire qui présentent une aire de discontinuité entre les régions arctiques et les Alpes, de même que les boréoalpins au sens large, avec des populations relictes dans les régions montagneuses d'Europe moyenne (Mittelgebirge).

3.1. — **Espèce cosmopolite.**

Cricotopus sylvestris.

3.2. — **Espèces à répartition holarctique.**

Leur localisation dans la région néarctique est indiquée entre parenthèses avec les abréviations suivantes : Groendland (G), Amérique du Nord (AN), Canada (C), Etats-Unis (U.S.A.).

a) Présentes des régions arctiques jusqu'aux Alpes et aux Pyrénées :

Heterotrissocladius marcidus (C), *Psectrocladius barbimanus* (C) ; *Pentapedilum tritum* (U.S.A.) ;
Micropsectra recurvata (G).

b) Présentes des régions arctiques au sud de l'Europe :

Prodiamesa olivacea (AN), *Synorthocladius semivirens* (AN), *Orthocladius frigidus* (G.), *Cricotopus tricinctus* (AN), *Cricotopus trifasciatus* (AN), *Psectrocladius obvius* (C), *Limnophyes minimus* (AN), *Metriocnemus fuscipes* (U.S.A.), *Metriocnemus hygropetricus* (G) ; *Chironomus plumosus* (U.S.A.), *Microtendipes pedellus* (AN).

Ces 15 espèces représentent 20 % de la faune mise en évidence dans le Massif du Néouvielle.

3.3. — **Espèces à répartition paléarctique.**

a) Présentes depuis les régions arctiques :

— Signalées jusque dans les Alpes et les Pyrénées :

Zavrelimyia melanura, Nilotanypus dubius;

Orthocladius obtexens, Corynoneura scutellata;

Paratanytarsus austriacus (également dans la Chaîne Cantabrique).

Il s'agit d'espèces dont la répartition et le caractère psychrosténotherme paraissent correspondre à la notion d'espèces « médio-nord-européennes » définie par Aubert (1965 : 248) à propos des Plécoptères du Massif Central français et reprise par Berthélémy (1966 : 415), c'est-à-dire présentes dans le centre de l'Europe, des Pyrénées aux Carpates ainsi qu'en Scandinavie. Ces espèces représentent 7 % des Chironomides du Néouvielle.

— Signalées jusqu'au Sud de l'Europe :

Macropelopia nebulosa, Natarsia punctata, Conchapelopia pallidula, Ablabesmyia monilis;

Eukiefferiella devonica, Parametriocnemus stylatus;

Stictochironomus histrio.

b) Espèces européennes absentes dans les régions arctiques :

— Signalées dans le Sud (parfois le Centre) de la Fenno-Scandinavie :

• connues du Nord de l'Allemagne, d'Angleterre, des Alpes et du Sud de l'Europe :

Macropelopia goetghebueri, Apsectrotanypus trifascipennis, Paramerina divisa, Trissopelopia longimana, Ablabesmyia longistyla;

Psectrocladius sordidellus, Corynoneura lacustris;

Einfeldia dissidens, Limnochironomus pulsus, Microtendipes britteni, Pagastiella orophila, Paracladopelma camptolabis, Polypedilum albicorne, Micropsectra foliata, Tanytarsus brundini, Tanytarsus fimbriatus, Tanytarsus holochlorus, Tanytarsus debilis.

• connue d'Angleterre, des Alpes et des Pyrénées :

Tanytarsus nemorosus.

• connue des Pyrénées :

Limnophyes smolandicus.

— Également absentes de Fenno-Scandinavie :

• connues essentiellement des Massifs montagneux (Mittelgebirge, Alpes, Carpates, Pyrénées) parfois aussi du Nord de l'Allemagne (NA), d'Angleterre (A) ou des montagnes de la Péninsule Ibérique, Monts Cantabriques (MC) et Sierra Nevada (SN).

Il s'agit, pour la plupart, d'espèces à caractères rhéophiles qui pourraient, selon Reiss (1968a : 125), éventuellement représenter la faune méridionale vivant en bordure des glaciers et qui auraient progressivement suivi leur régression en s'installant après les glaciations, dans les Mittelgebirge et parfois même jusque dans les plaines du Nord de l'Allemagne.

Thienemannimyia laeta, Thienemannimyia geijskesi, Zavrelimyia barbatipes (NA) ;

Cricotopus alpestris (A, SN), *Cricotopus* cf. *pirifer* (NA), *Rheocricotopus effusus* (A), *Microcricotopus parvulus, Corynoneura lobata* (A) ;

Chironomus commutatus (NA), *Pentapedilum nubens* (A) ;

Neozavrelia fuldensis (MC), *Tanytarsus miriforceps* (NA, A).

• connue d'Angleterre et des Pyrénées :

Thienemannimyia northumbrica.

• connue des Alpes et des Pyrénées :

Cryptocladopelma lateralis.

c) Présentes dans les régions arctiques et alpines (Boréo-alpines) :

Pseudodiamesa nivosa, Syncricotopus nivalis (MC), *Psectrocladius barbatipes, Psectrocladius octomaculatus, Psectrocladius oligosetus, Parakiefferiella coronata, Krenosmittia boreoalpina;*

Lauterbornia coracina, Micropsectra contracta, Tanytarsus bathophilus, ? *Cladotanytarsus* cf. *iucundus, Paratanytarsus laccophilus.*

Les espèces paléarctiques constituent environ 80 % de la faune du Néouvielle; 16 % sont des formes présentant actuellement une répartition boréoalpine.

Deux parmi les 12 espèces présentant ce type de répartition, sont typiquement rhéophiles : *Syncricotopus nivalis* et *Krenosmittia boreoalpina.* Cette dernière est conservée dans ce groupe car sa présence au Canada est mentionnée avec des réserves par Saether (1968 : 142 : sub. K. cf. *boreoalpina*). Deux autres formes, fréquentes dans les lacs alpins de haute altitude, *Lauterbornia coracina* et *Pseudodiamesa nivosa,* n'ont jamais été capturées dans les stations lacustres prospectées dans le Néou-

vielle. Parmi les huit espèces qui vivent couramment dans ces stations, quatre se rangent dans la sous-famille des Orthocladinae (trois d'entre elles appartiennent au genre *Psectrocladius*). Les quatre autres sont des représentants de la tribu des Tanytarsini parmi lesquelles se situe *Cladotanytarsus* cf. *iucundus*, espèce connue pour l'instant de Laponie et aussi des Pyrénées où son écologie est un argument supplémentaire en faveur d'une possible répartition boréoalpine. En effet, sa plus forte expansion se situe dans les lacs les plus froids du vallon d'Estibère (lac Long et lac Supérieur) ; en outre, sa capture à —4 m dans la fosse du lac Inférieur dont la température de l'eau à cette profondeur ne dépasse jamais 7° C corrobore la sténothermie de cette espèce.

Parmi ces espèces, cinq sont des boréoalpines au sens large, seuls *Paratanytarsus laccophilus* et *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* présentent une aire de répartition disjointe entre les régions arctiques et les massifs montagneux du centre de l'Europe et, plus au Sud, des Pyrénées ou de la chaîne Cantabrique.

Un Chironomini, *Cryptocladepelma lateralis*, paraît inféodé aux lacs de haute altitude des Pyrénées et à ceux de moyenne altitude des Alpes, s'avérant aussi l'unique forme à répartition alpine.

3.4. — **Conclusions.**

Il ressort de cette analyse biogéographique les points suivants :

1) La faune essentiellement lacustre, mise en évidence dans le massif du Néouvielle, se caractérise par l'absence d'espèces endémiques comme c'est également le cas pour les eaux stagnantes de la chaîne alpine (Reiss, 1968a : 125).

2) Cette faune est constituée par 57 % d'espèces paléarctiques plus ou moins largement répandues dans toute l'Europe.

3) 16 % des espèces connaissent une répartition boréoalpine ou alpine. Elles s'affirment comme des espèces à caractère psychrosténotherme dont les exigences écologiques les font se concentrer tout naturellement dans les régions arctiques et dans les régions montagneuses d'Europe moyenne. 7 % des espèces moyennement sténothermes peuvent se ranger dans les espèces « médio-nord-européennes » définies par Aubert (1965 : 248).

Ainsi est corroborée l'impression générale des Chironomidologues qui estiment que la répartition géographique des Chironomides est moins liée à des causes historiques qu'écologiques.

4. — ÉTUDE COMPARÉE AVEC LA FAUNE DES CHIRONOMIDES LACUSTRES DES ALPES ET DES CARPATES

En 1935 (p. 440) Zavrel écrivait « la faune benthique des lacs de haute montagne situés entre la limite supérieure de la forêt et la limite des neiges persistantes est délaissée dans la littérature ». En 1971, les Chironomides qui représentent la plus grande partie du benthos des lacs de haute altitude, sont encore assez mal connus au point qu'il existe peu de données permettant une comparaison rigoureuse de nos résultats avec ceux obtenus pour d'autres massifs montagneux européens, si ce n'est avec ceux de l'arc alpin et, à un degré moindre, avec ceux de la chaîne des Carpates.

Dans les Alpes, la faune Chironomidienne la mieux connue est celle des grands lacs en bordure de la chaîne grâce aux travaux de Lenz (1954 et 1955) consacrés au lac Majeur, ceux de Nocentini (1966) sur le lac de Mergozzo, et surtout à l'importante et récente étude monographique des Chironomides du lac de Constance entreprise par Reiss (1968) qui y dénombra jusqu'à 168 espèces lacustres.

La connaissance des Chironomides des lacs de moyenne altitude est établie à partir des travaux fondamentaux de Thienemann (1936 et 1950). « *Alpinen Chironomiden* » (1936) constitue le premier inventaire faunistique qui intéresse tous les milieux susceptibles d'abriter des Chironomides : sources, cours d'eau, lacs, mares, « rocks-pools », habitats madicoles de Haute Bavière. La partie consacrée au milieu lacustre repose principalement sur des récoltes d'exuvies nymphales effectuées dans 9 lacs échelonnés entre 766 m (Badersee) et 1 270 m (Hintere Gumpe). Dans deux lacs situés à une altitude plus élevée et qui ont été visités plus épisodiquement, le Schachensee (1 682 m) et le Stuibensee (1 923 m), l'auteur signale respectivement 8 et 3 espèces dont 5 nommées spcifiquement :

Tanytarsus sinuatus G.;
Paratanytarsus austriacus (sub. *Lundstroemia pseudopraecox* G.;
Tanytarsus holochlorus Edw. (sub *T. mendax* : Reiss et Fittkau 1971 : 110); 110);
Syncricotopus rufiventris (Mg) (sub *Rheorthocladius rufiventris*);
Psectrocladius octomaculatus Wül. (sub *Ps. calcaratus* Edw. : Wülker 1959 : 48).

« *Lunzer Chironomiden* » (1950) est l'étude détaillée et intensive des différentes zones de 3 lacs autrichiens de moyenne altitude de la région de Lunz : le Lunzer Untersee (608 m), le Lunzer Mittersee (767 m) et le Lunzer Obersee (1 113 m), où le nombre d'espèces de Chironomides recensés dans chacun d'eux diminue

en même temps que croît leur altitude : 77, 35 et 24. Mais si l'on considère les formes plus typiquement limnophiles décomptées sur les tableaux 2 (p. 32), 3 (p. 56) et 18 (p. 70) le peuplement décroît et passe respectivement à 46, 26 et 19 espèces. La différence représente soit des formes de cours d'eau ou de sources, soit des formes terrestres vivant sur les blocs rocheux côtiers occasionnellement lavés par le ressac, et dont les exuvies nymphales sont entraînées dans le lac.

De ce qui précède, il apparaît que :

1) les lacs alpins de basse et moyenne altitude, bien étudiés, sont mieux connus que ceux de haute altitude, comme nous le verrons plus loin;

2) leur faune chironomidienne, riche et diversifiée, montre une nette tendance vers la diminution du nombre des espèces avec l'altitude.

4.1. **Les Chironomides des lacs alpins de haute altitude.**

4.1.1. — Analyse qualitative.

Les lacs de haute montagne, « Hochgebirgsseen » dans le sens de Pesta (1919 : 12), sont ceux situés entre la limite supérieure de la forêt et le début des neiges persistantes. C'est aussi la définition habituellement admise de la « zone alpine ». Dans les Alpes, la limite supérieure de la forêt varie, suivant les versants, entre 1 800 m et 2 060 m, les neiges persistantes débutant en moyenne vers 2 600 m (Pesta 1919 : 17).

— Les Chironomides lacustres de la zone alpine ou de la zone supérieure de la forêt de conifères sont un peu mieux connus depuis les recherches faunistiques de Reiss (1968a) qui a étudié leur répartition dans 33 lacs, étangs ou mares répartis dans les Préalpes du Nord et du Sud et dans le Centre de la chaîne proprement dit.

11 lacs échelonnés entre 1 679 m et 2 303 m ont été prospectés et 22 espèces y sont inventoriées dont *Psectrocladius octomaculatus* et *Paratanytarsus austriacus* déjà signalés par Thienemann au Schachensee. Pechlaner (1970 : 344), dans un lac du massif du Kühtai autrichien, situé à 2 237 m d'altitude, le Vorderer Finstertaler See, profond de 28 m, signale 4 espèces qui représentent 99 % de la biomasse des Chironomides de ce lac : *Heterotrissocladius marcidus* et *Micropsectra contracta*, tous deux fréquents dans la zone « littorale » du lac de Port-Bielh; *Protanypus forcipatus*

(Eqq.) Br; *Lauterbornia coracina* déjà récolté à plus basse altitude (1 825 m) au Spullersee par Reiss (1968a : 123).

Ainsi, le nombre de Chironomides spécifiquement connus à l'heure actuelle dans les lacs alpins au-dessus de 1 679 m s'élève à 28 : 5 (Thienemann 1936); 20 (Reiss 1968a); 3 (Pechlaner 1970).

Le nombre d'espèces recensées dans chacun des lacs n'excède pas 9; mais il faut considérer qu'aucun d'entre eux n'a été prospecté de façon suivie. Une étude plus approfondie devrait certainement permettre la découverte d'un peuplement plus diversifié en Chironomides.

— Parmi les 77 pièces découvertes dans le massif de Néouvielle, 19 vivent préférentiellement en eau courante (rhéophiles) et ne colonisent qu'accidentellement des biotopes lacustres; 4 espèces occupent des habitats plus ou moins humides (mousses à la limite du niveau de l'eau) et font partie du cortège de Chironomides dits terrestres.

Les 54 espèces restantes peuvent être considérées comme vivant préférentiellement dans les eaux stagnantes (limnophiles). Elles se répartissent comme suit dans les quatre principales sous-familles ou tribus :

10 Tanypodinae	
18 Orthocladiinae	
13 Chironomini	Chironominae
13 Tanytarsini	Chironominae

Chaque petit lac prospecté, malgré une faible superficie et une faible profondeur ($p \leqslant 5$ m) qui tendent à réduire le nombre de niches écologiques, héberge entre 17 (Lac Inférieur d'Estibère) et 31 (Gourg Nère Inférieur I) espèces; le lac de Port-Bielh, plus profond (19 m) et plus froid, abrite encore 30 espèces lacustres.

Cette diversité du peuplement semble correspondre à celle des lacs alpins de moyenne altitude tels par exemple :

le Lunzer Mittersee (767 m) = 26 espèces (Thienemann 1950);
le Weissensee/Füssen (781 m) = 35 espèces (Reiss 1968a);
le Bannwaldsee (786 m) = 25 espèces (Reiss 1968a);
le Plansee/Tyrol (976 m) = 21 espèces (Reiss 1968a);
le Haldensee/Tyrol (1 000 m) = 21 espèces (Reiss 1968a);
le Lunzer Obersee (1 113 m) = 19 espèces (Thienemann 1950).

Si l'on considère les récoltes effectuées sur la totalité de l'arc alpin, 63 espèces, parmi les 77 recensées dans ce travail, s'avèrent communes aux deux chaînes et sont signalées dans les travaux précédemment cités ainsi que dans ceux de Thienemann (1939 : 3)

pour *Psectrocladius barbatipes* (sub. *P.* sp. *connectens*), de Fittkau (1954 : 27), pour *Syncricotopus nivalis* et de Wülker (1956 : 49 et 52) pour *Psectrocladius barbimanus* et *Psectrocladius oligosetus*.

48 espèces communes dans les lacs pyrénéens de haute altitude n'ont pas été signalées dans les Alpes, au moins jusqu'à présent, au-dessus de 1 300 m.

— 15 espèces seulement sont communes aux deux chaînes de montagne à une cote dépassant 1 756 m; leur liste suit avec l'annotation de l'altitude maxima de leur lieu de récolte dans les Alpes.

Macropelopia nebulosa (1 756 m),
Natarsia punctata (1 756 m),
Zavrelimyia melanura (1 756 m),
Pseudodiamesa nivosa (2 500 m) (Serra-Tosio 1964 : 32),,
Prodiamesa olivacea (1 756 m),
Heterotrissocladius marcidus (2 237 m),
Cricotopus alpestris (2 423 m),
Psectrocladius octomaculatus (2 303 m),
Krenosmittia boreoalpina (2 303 m),

— 11 espèces ne sont pas encore connues dans la faune alpine :
Lauterbornia coracina (2 237 m),
Micropsectra contracta (2 237 m),
Micropsectra recurvata (1 756 m),
Paratanytarsus austriacus (2 012 m),
Paratanytarsus laccophilus (2 100 m),
Tanytarsus miriforceps (1 756 m).

6 d'entre elles (précédées d'un astérisque) ont été soit récemment décrites soit révisées depuis peu ou bien occupent une position systématique incertaine, ce qui n'exclue pas définitivement leur présence dans les Alpes.

Thienemannymyia northumbrica,
Paramerina divisa,
Cricotopus tricinctus,
**Cricotopus* cf. *pirifer*,
Limnophyes minimus,
Limnophyes smolandicus,
**Corynoneura lacustris*,
**Corynoneura lobata*,
**Cladotanytarsus* cf. *iucundus*,
**Micropsectra foliata*,
**Tanytarsus fimbriatus*.

— De même, quelques espèces actuellement connues dans les lacs des Alpes au-dessus de 750 m d'altitude n'ont pas été retrou-

vées dans les lacs des Pyrénées que nous avons propectés : il s'agit pour trois d'entre elles de formes sténothermes d'eau froide (marquées d'un astérisque) connues excusivement des Alpes. Une quatrième espèce, *Macropelopia fehlmanni* (K.), nettement sténobathe et inféodée à la zone profonde des grands lacs alpins, serait endémique (Reiss 1968a : 119 et 124).

Arctopelopia barbitarsis (Zett.) (1 800 m),
Thienemannimyia vitellina (976 m),
Cricotopus alpicola (Zett.) (1 168 m)[1],
**Parakiefferiella dentifera* Wülk. (780 m),
Pseudodiamesa branickii (Now.) (1 756 m),
**Prodiamesa delphinensis* Serra-Tosio (1964a) (750 m),
**Protanypus forcipatus* (2 237 m),
Paratanytarsus penicillatus G. (1 756 m),
Tanytarsus gibbosiceps K. (1 168 m).

4.1.2. Influence du facteur thermique.

— Si certaines espèces alpines sont sténothermes strictes, il est possible qu'elles ne rencontrent pas dans les stations prospectées des températures suffisamment basses pendant l'été. Ces conditions peuvent être éventuellement rencontrées soit dans les lacs au-dessus de 2 600 m, alimentés par les névés persistants dont la limite inférieure dans le Massif de Néouvielle se situe actuellement vers 2 700-2 800 m, soit encore dans des sources froides, même lorsqu'elles s'écoulent à plus basse altitude.

C'est le cas par exemple de *Pseudodiamesa nivosa* et *Lauterbornia coracina,* deux espèces caractéristiques de la faune lacustre alpine de haute altitude qui, capturées toutes deux près de sources froides ou de torrents n'ont jamais été mises en évidence en faciès lacustre proprement dit même au niveau des deux lacs les plus froids (Gourguet et Port-Bielh) dont la température n'excède pratiquement par 13° C près du fond au cours de l'été.

Comparativement, dans les Alpes, le Vorderer Finstertaler See, situé à une altitude voisine de celle du lac de Port-Bielh et abondamment colonisé par *Lauterbornia coracina* n'atteint que très temporairement en été 11° C en surface (0-5 m) et ne dépasse pas 7°5 C à —15 m et 5°5 C entre —20 m et 28 m (Pechlaner 1966 : 178, *fig.* 7).

— La tribu des Chironomini qui possède les genres les mieux adaptés aux températures les plus élevées des eaux stagnantes, n'a

1. *C. alpicola* signalée dans les Pyrénées (Fittkau, Schlee et Reiss 1967 : 353) n'a pas été retrouvée dans les lacs du Néouvielle.

pas de représentant dans les lacs alpins au-dessus de 1 200 m - 1 300 m excepté *Paratendipes albimanus* (Mg.)[1] dans le Silbersee (1 800 m) (Reiss 1968a : 122). Par contre, plusieurs représentants de cette tribu peuvent donner d'importantes populations dans la zone « littorale » de lacs pyrénéens situés à plus de 2 100 m d'altitude; ce sont notamment les genres *Microtendipes, Pagastiella, Einfeldia, Limnochironomus, Cryptocladopelma* et, plus accessoirement *Paracladopelma, Pentapedilum* et *Stictochironomus*.

— Une autre particularité de la faune lacustre alpine au-dessous de 1 000 m consiste en la présence de plusieurs genres de Chironomini qui font défaut dans les lacs pyrénéens du Néouvielle : il s'agit notamment de *Cryptochironomus, Leptochironomus, Pseudochironomus, Sergentia, Xenochironomus, Endochironomus, Glyptotentipes, Parachironomus, Stenochironomus;* les quatre derniers cités sont inféodés aux plantes aquatiques *(Potamogeton, Sparganium, Scirpus, Oenanthe, Nuphar, Phragmites, Alisma ...)* dont ils minent tiges et feuilles. Il n'est pas étonnant de ne pas les retrouver dans les lacs du Néouvielle qui, à l'exception du lac Inférieur d'Estibère entouré par une abondante ceinture végétale, sont pratiquement dépourvus d'une telle végétation macrophytique.

— Dans la faune lacustre du Néouvielle, on remarque l'absence de représentants de la tribu des Diamesini et de celle des Protanypini dont au moins deux genres *Pseudodiamesa* et *Protanypus* caractérisent la faune benthique de nombreux lacs alpins de haute altitude et aussi celle des lacs arctiques. Au Canada, une récente étude de ces lacs a permis à Oliver (1964 : 79 et 1968 : 114 et 116) d'y dénombrer 16 espèces dont 7, peut-être 8, s'avèrent communes avec la faune lacustre alpine, une seule *(Cricotopus alpicola)* l'étant avec la faune pyrénéenne. Elles peuvent, de ce fait, être considérées comme des éléments arctoalpins.

— Il apparaît donc, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, que pour une altitude comparable, la faune chironomidienne des lacs pyrénéens est plus diversifiée que celle des lacs de la chaîne alpine en raison de conditions climatiques plus douces, concrétisées par une extension forestière plus grande (jusqu'à 2 100 m dans le vallon de l'Oule et 2 200 m dans le vallon d'Estibère) et par un régime thermique plus chaud des lacs qui s'y trouvent. Ces conditions permettent à des espèces plus largement répandues en plaine ou en basse altitude de rencontrer des biotopes encore propices à leur installation jusqu'à un niveau nettement plus élevé que dans les Alpes.

1. *Paradentipes albimanus* a été récolté dans les Pyrénées dans un ruisseau de la Vallée d'Aure, le Ruisseau d'Agos (800 m) (Lavandier et Dumas 1970 : 29).

4.1.3. — Conclusions.

Il ressort de cette analyse les points suivants :

1) Au moins 85 % des Chironomides recensés dans ce travail sont identiques à ceux qui colonisent la chaîne alpine et, en ce sens, on peut estimer que les deux chaînes offrent un peuplement très comparable.

2) Pour une même zone altitudinale, la faune des lacs pyrénéens est nettement plus diversifiée que celle des lacs alpins.

3) Cette diversité se rapproche, en fait, de celle des lacs alpins de moyenne altitude (800 m - 1 300 m) et peut être une conséquence des conditions climatiques plus douces rencontrées dans les Pyrénées.

4) Certaines espèces sténothermes d'eaux froides des lacs d'altitude des Alpes vivent dans des sources froides des Pyrénées de même altitude.

5) La plupart des Chironomini qui (au moins actuellement) ne dépassent pas 1 300 m dans les Alpes se rencontrent jusqu'à 2 300 m dans les Pyrénées centrales où ils peuvent former de très belles populations.

4.2. — Les Chironomides des lacs de haute altitude de la chaîne des Carpates.

Un parallèle avec la faune chironomidienne lacustre des Carpates et plus particulièrement avec celle du massif culminant des Tatras dont les lacs, situés au-dessus de la limite supérieure de la forêt entre 1 800 m et 2 154 m, ont été prospectés par Zavrel (1935 et 1937) paraît plus difficile à établir. En effet, les récoltes se rapportent le plus souvent à des stades préimaginaux qui n'ont pas toujours permis à l'auteur une détermination spécifique adaptée aux exigences taxonomiques actuelles. Toutefois, au lac Hincovo (1 965 m), Zavrel (1935 : 447) signale 6 Chironomides qui peuvent également coloniser les lacs alpins de même niveau; 2 espèces (marquées d'un astérisque) sont aussi connues des hauts lacs pyrénéens :

**Macropelopia nebulosa* (sub. *M. bimaculata*),
Procladius sp. (sub *Trichotanypus*),
Pseudodiamesa braniicki (sub *Syndiamesa*),
**Heterotrissocladius marcidus*,
Lauterbornia sp. (*coracina* ?),
Tanytarsus gr. *inermipes*.

Dans un lac dystrophe situé dans la zone forestière à 1 513 m, le lac Poprad, cet auteur signale 15 formes larvaires différentes; c'est également le nombre de formes larvaires de Chironomides recensées par Kownacki et Kownacka (1965 : 35-38) dans chacun des deux plus grands lacs des Hauts-Tatras : le Morski Oko (1 393 m) et le Wielki Staw (1 665 m); seules 5 d'entre elles ont été déterminées spécifiquement ce qui ne permet pas d'établir une comparaison sûre avec la faune chironomidienne des lacs du Néouvielle. Néanmoins, on constate une similitude au niveau générique entre les formes parmi les plus constantes de la faune lacustre du Néouvielle et celles signalées par ces deux auteurs : *Procladius, Zavrelimyia, Ablabesmyia, Corynoneura, Heterotrissocladius marcidus, Synorthocladius semivirens, Psectrocladius, Cricotopus, Microtendipes, Limnochironomus, Micropsectra, Tanytarsus* et aussi les deux formes *Prodiamesa* et *Lauterbornia* rares ou absentes dans les lacs du Néouvielle.

Dans les deux lacs glaciaires du Massif Retezat, au sud des Carpates, le lac Gemenele (1 920 m; p = 5,4 m) et le lac Negru (2 036 m; p = 24,8 m), Botnariuc et Albu (1971) ont recensé respectivement 23 et 32 espèces de Chironomides. Mais si l'on considère les formes typiquement lacustres, le peuplement se limite à 12 espèces dans le premier, et 18 espèces dans le deuxième; il présente de nombreuses affinités avec la faune des lacs alpins de même altitude.

7 espèces, parmi les plus abondantes, s'avèrent également communes avec la faune des lacs du Néouvielle :

Macropelopia nebulosa,
Heterotrissocladius marcidus,
Psectrocladius octomaculatus,
Corynoneura scutellata,
Cryptocladopelma lateralis,
Tanytarsus bathophilus,
Paratanytarsus austriacus.

4.3. — Composition faunistique des lacs du Néouvielle comparée avec celles de deux lacs alpins et d'un lac arctique.

Il nous a paru également intéressant de comparer, pour mieux la situer, la composition faunistique des lacs du Néouvielle avec d'une part celle de deux lacs alpins parmi les mieux connus quant à leur peuplement en Chironomides, un lac de basse altitude (395 m), le Bodensee (Reiss 1968), et un lac de moyenne altitude, le Lunzer Untersee (608 m) où Thienemann (1950) a effectué un cycle de récolte sur deux ans, et d'autre part celle

TABLEAU III. — Comparaison de la composition faunistique des lacs du massif de Néouvielle avec celle de deux lacs des Alpes et d'un lac arctique.

	ALPES				PYRÉNÉES		LAPONIE	
	Bodensee (395 m)		Untersee (608 m)		Néouvielle (2 100 - 2 350 m)		Torneträsk (342 m)	
	Espèces	%	Espèces	%	Espèces	%	Espèces	%
Tanypodinae	17	10,1	7	15,2	10	18,5	10	18
Orthocladiinae	51	30,4	16	34,8	18	33,3	30	53
Chironomini	67	39,9	13	28,4	13	24,1	6	11
Tanytarsini	33	19,6	10	21,7	13	24,1	10	18
Total	168	100	46	100	54	100	56	100

d'un lac oligotrophe suédois, le Torneträsk (342 m), le plus grand de Laponie (THIENEMANN 1941 : 104).

Nous avons récapitulé leur composition respective dans le tableau III. On observe une tendance vers l'accroissement de la fréquence relative des Orthocladiinae et des Tanypodinae à mesure que l'altitude augmente ou que l'on se rapproche de la région arctique ainsi qu'une évolution en sens inverse au sein de la tribu des Chironomini qui prédomine au Bodensee. La dominance des Orthocladinae est plus nette dans le lac de Laponie où ils représentent plus de la moitié du total des espèces, alors qu'au Untersee et au Néouvielle, elle se limite au tiers du peuplement.

Par ailleurs, les fréquences des quatre groupes au Lunzer Untersee et au Néouvielle sont assez proches avec cependant, au niveau des Chironominae, une dominance des Tanytarsini dans le massif pyrénéen. Toutefois, si le pourcentage de Chironomini s'y avère plus faible, leur nombre est identique à celui du lac autrichien; il est deux fois plus élevé que celui du lac arctique.

Ainsi la composition faunistique de l'ensemble des 9 lacs du massif de Néouvielle est intermédiaire entre celle des grands lacs alpins en bordure de la chaîne et celle des lacs arctiques. Elle paraît se rapprocher davantage de celle des lacs alpins de moyenne altitude dont elle possède, en outre, la même diversité spécifique.

4.4. — **Conclusions et remarques.**

Il paraît prématuré d'essayer de caractériser une zone altitudinale par sa faune sans avoir des éléments de référence concernant les zones qui l'encadrent. Actuellement nous n'avons pas de données suffisamment complètes sur la faune chironomidienne des lacs de basse altitude des Pyrénées, par ailleurs très rares, comme celui de Lourdes (421 m) dont quelques visites épisodiques nous ont apporté seulement des résultats fragmentaires.

Il faudrait s'assurer que la faune sténotherme d'eau froide, riche en éléments arcto-alpins, qui caractérise les lacs arctiques et les lacs alpins de haute altitude et qui est absente dans les lacs pyrénéens à des altitudes semblables, n'est pas confinée dans les lacs plus élevés de la chaîne susceptibles de leur offrir un biotope à régime thermique plus favorable. Mais cette éventualité nous paraît peu probable.

La faune commune aux régions arctique et alpine n'a pas été retrouvée dans la zone alpine des lacs pyrénéens comme on aurait pu le penser. En fait ces lacs s'apparentent beaucoup plus à ceux de moyenne altitude de l'arc alpin avec une dominante d'éléments eurythermes (environ 2/3), largement répandus dans toute l'Eu-

rope, auxquels viennent s'ajouter 1/3 de formes à caractère relativement psychrosténotherme dont 7 éléments boréoalpins.

Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que les lacs alpins de haute altitude sont encore relativement mal prospectés et que les comparaisons que nous venons d'établir sont susceptibles d'évoluer en même temps que l'avancement de nos connaissances.

5. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'étude faunistique, autécologique et biogéographique des Chironomides du massif de Néouvielle a permis d'établir les conclusions suivantes :

1) Dans ce travail ont été recensées 77 espèces de Chironomides récoltées essentiellement dans les lacs des zones subalpine et alpine (2 100 m-2 350 m) des Pyrénées. 18 d'entre elles sont nouvelles pour la Faune de France; 14 sont signalées pour la première fois dans la zone 2 de la *Limnofauna Europaea; Psectrocladius sordidellus* a été capturé pour la première fois sur le versant français de la chaîne. Au total 106 espèces sont maintenant connues dans les Pyrénées. Il convient d'y ajouter *Tanytarsus bathophilus* (Reiss 1968 : 217) et 9 espèces de Diamesini récemment étudiées par Serra-Tosio (1969, 1970 et 1971), ce qui porte à 116 le nombre actuel des Chironomides pyrénéens.

2) Parmi les 77 espèces qui font l'objet de cette étude, 18 vivent préférentiellement en eau courante (rhéobiontes) et peuvent coloniser des faciès limniques de haute montagne (sources et lacs-sources); 5 espèces mènent un mode de vie « terrestre ». Les 54 autres espèces à caractère plus franchement limnophile se répartissent dans les quatre principales sous-familles ou tribus de la façon suivante : 10 Tanypodinae; 18 Orthocladiinae; 13 Chironomini; 13 Tanytarsini.

3) Du point de vue biogéographique 10 espèces présentent une répartition holarctique. Parmi les 45 espèces à répartition paléarctique, 7 paraissent actuellement circonscrites à la région boréoalpine et une à la région alpine; une espèce enfin est cosmopolite. A côté des espèces boréoalpines, il existe 13 formes récoltées préférentiellement dans les massifs montagneux en raison du caractère sténotherme d'eau froide plus ou moins marqué de leur larve. Ainsi un tiers des formes qui peuplent les lacs pyrénéens de haute altitude s'avère psychrosténotherme. L'absence d'espèces endémiques caractérise cette faune chironomidienne lacustre, tout comme celle des eaux stagnantes de la chaîne alpine (Reiss 1968a ; 125).

4) L'étude comparée des Chironomides des deux chaînes met en évidence 85 % de formes communes. Toutefois, la faune froide caractéristique des lacs arctiques et des lacs alpins de haute altitude n'a pas été retrouvée dans les lacs pyrénéens de même niveau.

5) Au total, il est permis de conclure que le peuplement des lacs pyrénéens échelonnés entre 2 100 m et 2 350 m, constitué pour les deux tiers de ses espèces par des formes largement eurythermes, s'apparente beaucoup à celui des lacs alpins de moyenne altitude dont il possède en outre la même diversité spécifique.

III. — ÉTUDE DES ÉMERGENCES DE CHIRONOMIDES

Une identification spécifique aussi précise que possible tenant compte à la fois des caractères nymphal et imaginal, mais aussi la connaissance de la fréquence, de la densité et de la phénologie des émergences nécessitent l'emploi de pièges. Ainsi des pièges-entonnoirs ont-ils été utilisés dès 1935 par les auteurs russes (Grandilewskaja-Decksbach 1935; Borutzky 1939). Ces pièges redécrits plus tard par Brundin (1949 : 20-22) dans son travail sur les Chironomides des lacs oligotrophes du sud de la Suède, nous paraissent les mieux appropriés à l'étude des émergences de Chironomides.

C'est le type de piège que nous avons utilisé entre 1965 et 1968 pendant la période d'éclosion des Chironomides qui, à l'altitude considérée, commence vers la mi-juin et se termine à la mi-octobre.

1. — PIÈGES A ADULTES

1.1. — **Description.**

Il existe deux types de pièges dont on peut se servir dans l'étude des émergences d'insectes aquatiques des milieux stagnants :

— des trappes en forme de boîte parallélépipédique (box-traps) flottant à la surface de l'eau (Miller 1941, Macan 1949, Morgan et Waddel 1961), et qui doivent être relevées tous les deux jours;

— des pièges entonnoirs immergés, utilisés notamment par Brundin (1949), Jonasson (1954) et Mundie (1957) ; ils permettent des récoltes plus espacées dans le temps.

Les premiers conviennent pour l'investigation de zones abritées, peu profondes, densément recouvertes par la végétation macro-

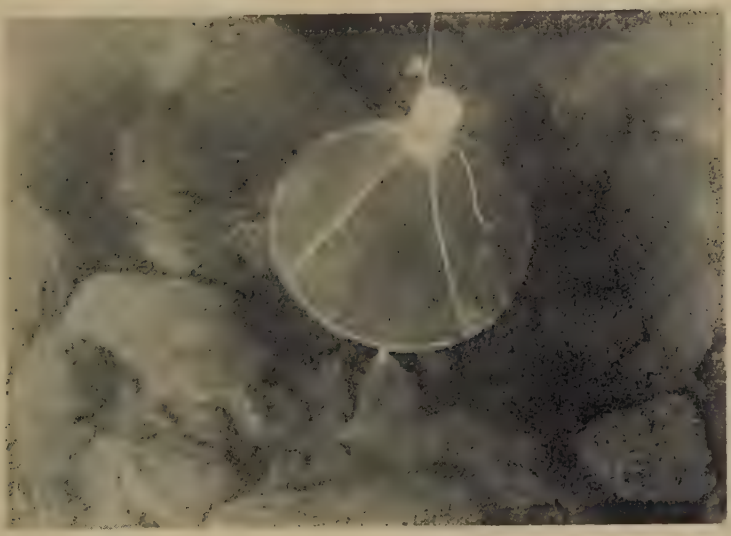


Fig. 16. — Ligne de pièges dans le lac de Port-Bielh. Piège (funnel-trap) au-dessus des éboulis granitiques de la zone littorale.

phytique. Les seconds, de manipulation plus aisée, permettent l'investigation des zones profondes où, du fait de leur immersion, ils ne sont plus soumis à l'action des vagues.

Nous avons adopté ce deuxième type (*fig.* 16) dont les caractéristiques morphométriques ont été décrites par Brundin (loc. cit.) et Jonasson (1954 : 180), tout en apportant quelques modifications dans le matériau utilisé pour leur confection, dans un but d'allègement et de facilité d'entretien.

Chaque piège se présente comme un cône de gaze de nylon de 280 μ de vide de maille, haut de 42 cm environ, d'une surface de base de 0,25 m^2.

La plupart des auteurs ont utilisé des gazes métalliques de plusieurs sortes (fer galvanisé, bronze) qui rendent l'intérieur du piège opaque ce qui agit négativement sur le phototactisme des nymphes (Scott et Opdyke, 1941). C'est cet inconvénient que nous avons cherché à diminuer en utilisant une gaze de nylon transparente.

Le cône se termine par un flacon de matière plastique, renversé et vissé, de 500 ml de contenance et de 6 cm de diamètre à son ouverture. L'efficacité de ces pièges est améliorée par l'adjonction d'un petit entonnoir de plastique d'une ouverture de 2 cm de diamètre à son extrémité distale qui prolonge le cône de gaze à l'intérieur du flacon. Ce système, décrit par Mundie (1956 : 8) et repris par Schwoerbel (1966 : 112), empêche les animaux noyés de s'enfoncer et permet de les conserver plus sûrement à l'intérieur du flacon.

La base des pièges est maintenue horizontale à l'aide de trois plombs qui réduisent en outre les oscillations que pourraient entraîner les mouvements de l'eau.

1.2. — **Mode de fonctionnement.**

Lorsqu'un piège entonnoir est immergé, il convient d'emprisonner de l'air dans le tiers supérieur du flacon (il suffit pour cela de visser le flacon sous l'eau). Lorsque les nymphes quittent le fond et nagent vers la surface pour s'y métamorphoser, elles sont guidées par les parois du cône jusque dans le flacon où elles peuvent terminer la mue imaginale au contact de l'air du flacon.

1.3. — **Fréquence des relevés.**

Elle varie, selon les auteurs, en fonction des milieux et de la densité du peuplement. Borutzky (1939) effectue ses prélèvements

tous les un à trois jours, Mundie (1956 : 5) les pratique deux fois par semaine afin d'éviter une attaque mycélienne sur les insectes capturés. Du début juin à la fin septembre, époque pendant laquelle s'effectue le maximum d'éclosions, la température du Kempton East Reservoir où Mundie a utilisé ces pièges, varie entre 15° C et 21° C à —1 m et entre 15 °C et 19,5° C à 6-8 m de profondeur.

Les lacs Inférieur, d'Anglade et le Gourg Nère Inférieur II sont les seuls qui, en juillet-août, peuvent atteindre une température comprise entre 15° C et 17,5° C; tous les autres lacs ne dépassent que très rarement 15° C en surface (Capblancq et Laville 1968 : 289-294). Les lacs prospectés ayant un régime thermique plus froid, l'attaque mycélienne est plus lente de telle sorte que les relevés ont été espacés sans trop de dommages. Ils ont été réalisés chaque semaine comme l'ont fait d'ailleurs Buckley et Sublette (1964 : 152) pour le lac Cane River en Louisiane.

1.4. — **Emplacements des pièges dans les différentes stations.**

Dans la série des petits lacs ou mares dont la profondeur n'excède pas 5 m et dont le fond est toujours visible depuis la

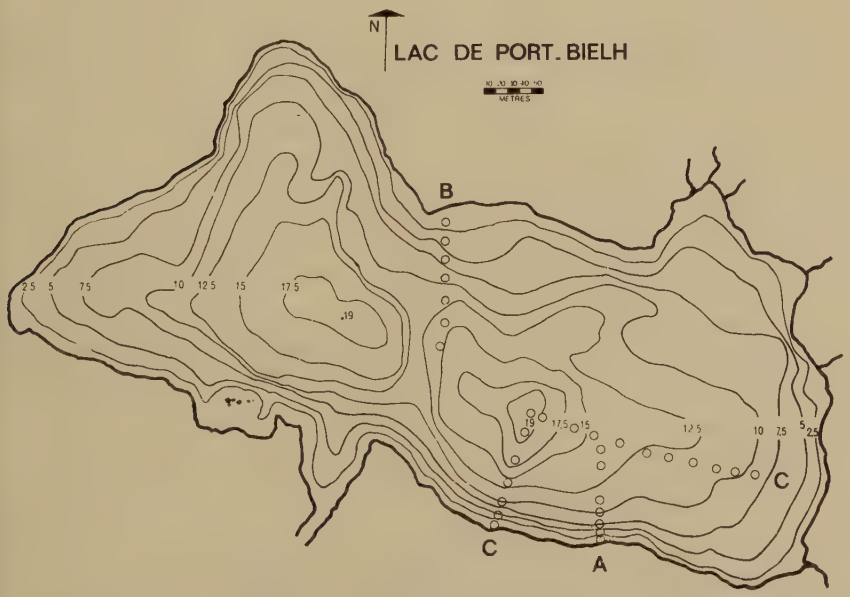


Fig. 17. — Emplacements des pièges dans le lac de Port-Bielh : A = en 1966; B = en 1967; C = en 1968.

surface, les pièges, reliés à un flotteur par une corde de nylon, sont directement posés sur le substrat. Toute prédation par les Salmonidae est ainsi éliminée.

Au lac de Port-Bielh (*fig.* 17), les pièges sont disposés à différentes profondeurs suivant des lignes transversales. Suspendus à 1 m environ au-dessus du substrat irrégulier de la zone « littorale » jusqu'à la profondeur de 7-8 m, ils sont immergés approximativement à —8 m au-dessus de la zone comprise entre —9 m et —19 m. Les pièges sont ainsi toujours placés dans la couche d'eau bien éclairée.

De 1965 à 1968, 96 pièges ont été disposés dans les différentes stations avec la répartition suivante :

1965 : prospection de la zone littorale entre —0,5 m et —1,5 m au moyen de 24 pièges.
M = 2; I = 2; A = 2; î = 2; mî = 1; L = 2; mL = 1; S = 2; mS = 1; V = 2; $GNI^{I} = 1$; $GNI^{II} = 2$; GNM = 1; G = 1; PB = 2.

1966 : 14 pièges entre —0,5 m et —4 m dans les petits lacs du vallon de Port-Bielh.
V = 2; $GNI^{I} = 2$; $GNI^{II} = 3$; GNM = 3; G = 4.
7 pièges à 7 profondeurs (3 m, 5 m, 8 m, 10 m, 12 m, 13 m) du lac de Port-Bielh.

1967 : 16 pièges entre —1 m et —4 m dans les lacs du vallon d'Estibère.
I = 4; A = 3; L = 5; S = 4.
10 pièges dans le vallon de Port-Bielh.
$GNI^{II} = 3$; PB = 7 (3 m, 6 m, 7 m, 8 m, 11 m, 14 m, 14 m).

1968 : 25 pièges dans 3 lacs du vallon de Port-Bielh.
$GNI^{II} = 3$; G = 5; PB = 17 (1,5 m, 2,5 m, 7 m, 10 m, 10 m, 10,5 m, 11 m, 11,5 m, 12 m, 13 m, 13,5 m, 15 m, 15,5 m, 17,5 m, 19 m, 19 m).
Les emplacements successifs des pièges du lac de Port-Bielh sont représentés sur la figure 17.

2. — COMPARAISON DES IMAGOS ET DES EXUVIES NYMPHALES PIÉGÉES

Le décompte des exuvies et des imagos correspondantes récoltées dans les pièges a été réalisé pour les espèces les plus abondantes dont la nymphe a une taille supérieure ou égale à 4 mm. Ces données sont récapitulées dans le tableau IV.

TABLEAU IV. — Comparaison, pour les espèces les plus abondantes, des exuvies et des imagos récoltées dans les pièges.

Espèce	Nymphes Taille/mm	Station	Année	Imagos	Exuvies	Exuvies/Imagos %
Zavrelimyia melanura	5,6—6,3	PB	1966	460	470	102
» »		»	1968	530	520	98
Ablabesmyia longistyla	4,7—5,5	GNI[11]	1966	681	572	84
» »		»	1967	1 165	963	82
» »		»	1968	918	787	85
» »		S	1967	200	113	81,8
Ablabesmyia monilis	5,5—6,4	A	1967	121	99	67
Psectrocladius barbatipes	5,0—5,5	A	1967	189	158	83,6
Psectrocladius barbimanus	6,5—6,8	L	1967	203	152	74
» »		S	1967	857	727	84
Heterotrissocladius marcidus	4,7—5,7	PB (— 1 m)	1965	214	92	43
Chironomus commutatus	7,5—9,5	PB	1966	159	156	98
» »		»	1968	530	520	98
Cryptocladopelma lateralis	4,0—5,0	GNI[1]	1966	221	106	47
» »		G	1968	279	211	75,6
Limnochironomus pulsus	6,2—6,5	GNI[11]	1967	195	153	78,5
Microtendipes pedellus	7,5—9,1	PB (— 1,5 m)	1968	213	203	95,3
Tanytarsus bathophilus	4,5—5,1	PB	1968	409	404	98,8
» »		S	1967	94	64	68

Les points suivants peuvent être dégagés :

— Au lac de Port-Bielh le pourcentage du nombre des exuvies par rapport à celui des imagos est remarquablement élevé : il varie de 90 à 99,7 % pour les quatre espèces dominantes de la zone « littori-profonde » : *Ch. commutatus, Z. melanura, P. sordidellus, T. bathophilus.*

L'immersion des pièges en profondeur (8-9 m) et les températures à l'époque des émergences (7-12° C) permettent une bonne conservation des exuvies dans les flacons et ceci d'autant mieux que la chitinisation est plus forte comme chez les Tanypodinae (*Z. melanura*).

Toutefois à —1 m, dans la zone littorale, nous n'avons recueilli que 43 % des exuvies de *Heterotrissocladius marcidus* vraisemblablement en raison de l'influence du ressac qui provoque des oscillations répétées du flacon et par là même la destruction des exuvies. Notons qu'à partir de 1,5 m cette influence ne se fait plus sentir puisque pour *Microtendipes pedellus* nous obtenons un pourcentage de 95.3 % comparable à ceux enregistrés en zone plus profonde.

— Pour les petits lacs le pourcentage diminue et se situe entre 68 % et 84 %, phénomène lié au fait que les pièges immergés à des profondeurs variant de —1 à —4 m sont soumis à des températures supérieures qui favorisent la dégradation des exuvies. Ce pourcentage n'est plus que de 47 % au GNI[1] pour un petit chironomini *C. lateralis*, dont la nymphe atteint un peu plus de 4 mm.

Les pourcentages diminuent encore lorsque sont considérées les espèces de plus petite taille ($t < 4$ mm) aux exuvies peu chitinisées, donc plus fragiles, telles celles de la tribu des Tanytarsini *(T. debilis, T. nemorosus ...)* ainsi que pour celles des petits Orthocladiinae, inférieurs à 3 mm de long, des genres *Parakiefferiella* et *Corynoneura*. Dans ces cas, le nombre des exuvies par rapport aux imagos récupérées dans les pièges est très faible, d'autant que la plupart des individus ne terminent pas leur métamorphose et sont le plus souvent récoltés à l'état nymphal à l'intérieur du flacon.

Ces résultats sont en accord avec ceux de Mundie (1957 : 1070) qui avait observé un faible pourcentage des exuvies par rapport aux imagos lorsque diminuait la taille des espèces. Toutefois les pourcentages notés par cet auteur sont beaucoup plus faibles, puisque compris entre 10 % pour le petit Tanytarsini *Cladotanytarsus atridorsum* (K.) Edw. et 46 % pour l'espèce la plus grande *Ch. plumosus* (15 mm environ), vraisemblablement à cause des températures plus élevées dans les lacs étudiés par cet auteur.

Ainsi, dans son ensemble et pour les nymphes de taille > 5 mm, le pourcentage élevé du nombre d'exuvies par rapport à celui des

imagos indique une réduction importante de l'erreur de piégeage consécutive à l'immersion d'animaux noyés dans le flacon. Cela permet d'affirmer que les pièges ont fonctionné dans les stations étudiées de façon assez satisfaisante, au moins à ce niveau, pour que puisse être envisagée une analyse quantitative des émergences.

Il convient de retenir cependant que les pourcentages diminuent sous l'influence de trois facteurs :

— le ressac dans la zone littorale (< 1 m),
— la température plus élevée dans les petits lacs peu profonds,
— la taille des Chironomides considérés.

De ce fait, les données quantitatives des émergences pour les espèces de faible dimension, essentiellement celles se rapportant aux Orthocladiinae dont la taille, au stade imaginal, est inférieure à 3 mm, doivent être considérées avec prudence, d'autant que ces formes colonisent plus aisément la zone littorale des petits lacs, notamment *P. coronata* à —1 m au Gourg Nère Inférieur II, *C. scutellata* à —1 m au Gourg Nère Inférieur I.

3. — RAPPORT ENTRE LA DENSITÉ LAVAIRE ET LA DENSITÉ DES ÉCLOSIONS.

Morgan - Waddel - Hall (1963) ont réalisé une étude comparée du rendement c'est-à-dire de la capacité de captures des trappes flottantes et des pièges-entonnoirs couvrant chacun une surface de 0,46 m². A superficie égale, les trappes offrent un meilleur rendement à la fois qualitatif et quantitatif puisqu'elles capturent 80 à 87 % des espèces, contre 50 % pour les pièges. Ces auteurs notent un rendement optimum avec des trappes de 0,46 m² de surface de base comparativement avec d'autres trappes de 0,37 m² et 0,70 m². Toutefois ,ils n'ont pas éprouvé le rendement des pièges-entonnoirs de 0,25 m² de surface, les plus couramment utilisés par de nombreux auteurs qui s'intéressent plus particulièrement à la phénologie et à la répartition des Chironomides vivant dans les eaux stagnantes au cours de leurs stades préimaginaux.

Pour évaluer les possibilités d'une étude quantitative au moyen de ce dernier type de pièges, nous avons confronté les captures d'imagos du lac de Port-Bielh et du Gourg Nère Inférieur II aux populations larvaires de Chironomides. Les prélèvements effectués sur des substrats vaseux uniformes ont été réalisés à l'aide d'une drague de type Ekmann dont la surface de prise de sédiments est de 0,0225 m² (facteur de conversion pour un peuplement au m² : × 44,5). La densité du peuplement larvaire aux profondeurs cor-

respondantes des pièges juste avant le début des éclosions, c'est-à-dire immédiatement après le dégel d'une part, et la densité des émergences totales de l'été pour les espèces dominantes et univoltines de ces deux lacs d'autre part, ont été rassemblées dans le tableau V[1].

Les données relatives à ce tableau peuvent se schématiser de la façon suivante :

— Au lac de Port-Bielh, entre 9 m et 19 m de profondeur, les éclosions des espèces dominantes représentent 48,4 à 63 % des densités larvaires. Elles ne représentent que 30 % pour le Tanypodinae *Zavrelimyia melanura* dont les larves, contrairement aux autres, ne fabriquent pas de fourreau protecteur mais nagent librement et activement au-dessus du fond. C'est également le cas des Corynoneurini (nous en avons pour preuve de nombreuses captures à l'intérieur de nos pièges éloignés parfois de plus de 1 m du substrat) qui constituent, de ce fait, une proie privilégiée pour les truites (*Salmo trutta fario* L.). De plus, les nymphes de Tanypodinae, en raison de leur grande agilité, sont susceptibles d'éviter les pièges lorsque ceux-ci ne reposent pas sur le substratum comme c'est le cas au lac de Port-Bielh.

En revanche, dans le Gourg Nère Inférieur II où les pièges sont directement posés sur le fond, le nombre d'imagos de *Ablabesmyia longistyla*, autre Tanypodinae de la même tribu des Pentaneurini au comportement analogue, atteint 83 % de celui des larves. Un tel dispositif rend nulle la prédation par les truites et contraint les nymphes à terminer leur métamorphose à l'intérieur des pièges.

— Dans le GNI[II], les pourcentages plus faibles, de l'ordre de 40 %, constatés pour les autres espèces peuvent être attribués à la position des pièges à moindre profondeur (1 à 4 m), ainsi qu'aux températures plus élevées qui déterminent une moins bonne conservation des animaux noyés. Mundie (1957 : 216), dans un lac d'Angleterre, le Kempton East Park Reservoir (entre 1 m et 6-8 m), a constaté un meilleur rendement pour les pièges les plus profonds qu'il attribue à une mortalité larvaire et nymphale trois fois plus forte à —1 m qu'en profondeur. Les émergences de l'ordre de 63 % obtenues au lac de Port-Bielh, entre 18 et 19 m de profondeur, corroborent cette assertion pour *Tanytarsus bathophilus*. Il ne nous a cependant pas été possible de comparer ces

1. Pour *Chironomus commutatus* dont le cycle de développement dure deux ans nous avons comparé la densité des adultes piégés à celle des formes larvaires au dernier stade (stade 4) au début du mois de juillet et par conséquent seules susceptibles de terminer leur métamorphose au cours de l'été.

TABLEAU V. — Comparaison de la densité larvaire (avant les éclosions) et des émergences au m² des Chironomides dominants du lac de Port-Bielh (PB) et du Gourg Nère Inférieur II (GNI[11]) en 1968 (* densité des larves au dernier stade).

	Prof. en m PB	Taille des larves 4e stade en mm	Densité larvaire/m² 4-7/7/68	%	Emergences/m² Eté 1968	%	Emergences/ Densité larvaire en %
Zavrelimyia melanura	9—13	6—7	890	33,80	268	22,20	30
Cricotopus cf *pirifer*	9—13	5,5—6	165	6,25	84	6,95	51
Psectrocladius sordidellus	9—13	6,5—7,5	961	36,45	548	45,35	57
Chironomus commutatus	9—13	11—12	438*	16,60	212	17,55	48,4
Autres espèces	9—13		182	6,90	96	7,95	
Tanytarsus bathophilus	18—19	4—5	311		197		63
	GNI[11]						
Ablabesmyia longistyla	4	7—8	1 540		1 278		83
Psectrocladius barbatipes	1—4	6—6,5	370		148		40
Parakiefferiella coronata	1—4	2—2,5	5 880		1 380		23,5
Cryptocladopelma lateralis	1—4	4—5	248		97		39
Limnochironomus pulsus	4	5—6	2 450		950		38,8

résultats avec ceux de la zone littorale (0 à —7 m) de ce lac où les prélèvement benthiques sont pratiquement impossibles, tout au moins à la drague Ekman, en raison de la nature du substrat composé d'éboulis granitiques.

Un pourcentage semblable (39 %) a été obtenu pour deux espèces de Chironomini, de taille légèrement différente, *Cryptocladopelma lateralis* (l = 4,5 mm) et *Limnochironomus pulsus* (l = 5-6 mm), dont les densités larvaires sont dans un rapport de un à dix.

— Le pourcentage le plus faible (23,5 %), observé pour le petit Orthocladiinae *Parakiefferiella coronata*, peut, en partie, être attribué à une plus forte mortalité larvaire mais traduit également la difficulté que rencontre sa nymphe (l < 3 mm) pour parvenir dans le flacon du piège dont le moindre repli de gaze devient un obstacle souvent infranchissable. Cette perte à ce niveau souligne la faible capacité de capture des pièges pour les espèces de petite taille, à la mobilité nymphale réduite.

— Les données concernant le lac de Port-Bielh peuvent être confrontées avec celles obtenues au Bodensee par Reiss (1968 : 183) qui a utilisé des pièges-entonnoirs d'une superficie (0,50 m²) comparable à celle des trappes flottantes (0,46 m²) de Morgan et al. (1963 : 215). Pour quatre espèces dominantes du Bodensee, les pourcentages d'adultes varient, suivant les espèces, de 19,9 % à 59,4 % pour des densités larvaires moyennes de l'ordre de 190 à 1 310 individus/m²; Reiss observe un accroissement du pourcentage avec la profondeur, fait que nous avons également souligné plus haut (p. 302) : il est de 19,9 % à —1,5 m et de 27,4 % à —5 m pour *Pseudochironomus prasinatus* (Staeg.) et atteint sa valeur la plus élevée vers —40, —50 m avec 59,4 % pour *Micropsectra contracta*. Dans la zone profonde du lac de Port-Bielh, entre —9 m et —19 m, les cinq espèces dominantes présentent des populations larvaires du même ordre de grandeur (165-961 ind./m²). Les résultats obtenus avec des pièges couvrant une superficie moitié moindre, pour des espèces et dans des conditions de milieu différentes, s'avèrent supérieurs.

Il ressort de cette analyse que les renseignements fournis par les pièges dépendent de plusieurs facteurs et notamment :

1) de la mortalité larvaire spécifique entre la date des prélèvements benthiques et la période des émergences;

2) du comportement spécifique des nymphes vis-à-vis des pièges, illustré par l'exemple de *Zavrelimyia melanura* et celui de *Parakiefferiella coronata*;

3) de la mortalité au niveau nymphal;

4) de la prédation par les truites lors de l'ascension de la nymphe, mise en évidence avec *Ablabesmyia longistyla*.

Cette prédation est d'autant plus importante que la durée de la période des émergences de l'espèce est plus longue : ce fait a été signalé par Sokolova (1968 : 141) pour *Chironomus anthracinus* : 35 % d'imagos sont récoltés dans les pièges, par rapport à la densité des larves au stade 4, lorsque la durée de la période d'émergence est de 9 jours pour seulement 7,6 % d'imagos lorsque cette période s'étend sur 22 jours.

Compte tenu de la mortalité des larves et de l'erreur inhérente à l'estimation des densités larvaires, ces pourcentages qui, à l'exception de celui obtenu pour *Zavrelimyia melanura*, se situent dans l'intervalle de 48,4 à 63 % nous paraissent donner une bonne estimation des émergences des Chironomides dominants. Ils fournissent une image représentative du peuplement comme le confirme la comparaison de l'abondance relative des adultes et des larves de 4 espèces (tableau V).

4. — COMPARAISON DES CAPTURES DE DEUX PIÈGES SITUÉS A MÊME PROFONDEUR.

4.1. — **Cas d'un lac profond : le lac de Port-Bielh.**

4.1.1. — Zone littorale.

Les captures obtenues dans deux pièges placés côte à côte à —1 m sur un substrat irrégulier de sable et de cailloux recouverts par une couche plus ou moins importante de vase et de nostocs sont confrontées sur le tableau VI.

Des différences notables, tant qualitatives que quantitatives apparaissent.

— Le piège A capture 16 espèces, le piège B, 19; 14 espèces sont communes aux deux.

— 391 individus sont récoltés dans le piège A pour 499 dans le piège B ce qui représente un écart de 12,10 % à leur moyenne.

— Au niveau des espèces secondaires, c'est-à-dire celles qui représentent entre 2 % et 10 % des émergences totales des deux pièges, les différences peuvent être plus importantes (61,1 à 78,9 %) et reflètent l'hétérogénéité du peuplement de cette zone. Cette hétérogénéité est liée à l'irrégularité du substratum ainsi qu'à l'action des vagues qui peut entraîner une certaine instabilité du point de vue écologique.

TABLEAU VI. — Comparaison des captures de deux pièges placés dans la zone littorale (—1 m) du lac de Port-Bielh.

1965	A	B	% moyenne A + B	% écart à la moyenne
Procladius	12	12	2,7	0
Macropelopia goetghebueri	57	14	8	61,1
Thienemannimyia northumbrica	0	1		
Zavrelimyia melanura	0	3		
Ablabeslimyia longistyla	53	108	18,1	35,0
Heterotrissocladius marcidus	136	122	29	5,4
Synorthocladius semivirens	3	6	1	50
Rheocricotopus effusus	0	2		
Psectrocladius octomaculatus	2	1		
Corynoneura lacustris	0	39	4,4	
Corynoneura scutellata	10	56	7,4	69,7
Cryptocladopelma lateralis	12	4	1,8	50
Microtendipes britteni	1	8	1	
Microtendipes pedellus	48	60	12,1	11,1
Pagastiella orophila	0	3		
Paracladopelma camptolabis	1	1		
Pentapedilum nubens	1	16	1,9	
Stictochironomus histrio	2	0		
Micropsectra contracta	48	8	6,3	78,9
Paratanytarsus austriacus	4	35	4,4	78,9
Tanytarsus debilis	1	0		
Nombre total d'individus	391	499		
Nombre total d'espèces	16	19		

Toutefois, pour les trois espèces dominantes dont la fréquence moyenne respective est supérieure à 10 %, les écarts à la moyenne sont compris entre 5,4 % pour *Heterotrissocladius marcidus* et 35 % pour *Ablabesmyia longistyla* ce qui traduit une distribution plus homogène de ces espèces et leur meilleure représentativité dans les pièges.

4.1.2. — ZONE « LITTORI-PROFONDE ».

Des pièges ont été placés deux à deux dans les mêmes conditions; ils étaient espacés de quelques mètres et à différentes profondeurs —7, —8 m (1967), —13 m (1966), —10 m et —19 m (1968), afin de savoir si, sur le substrat homogène que représente une couche de gyttja où se développe une prairie plus ou moins dense de *Nitella*, les données obtenues au moyen d'un seul piège sont représentatives du peuplement sous-jacent.

Les résultats obtenus à l'aide de ces huit pièges, comparés deux à deux, sont récapitulés sur le tableau VII. Un test de χ^2 confirme

TABLEAU VII. — Comparaison des captures réalisées à l'aide de quatre couples de pièges placés dans la zone littori-profonde du lac de Port-Bielh.

	1968			1966			1968			1967		
	10 m	10 m	% écart à la moyenne	13 m	13 m	% écart à la moyenne	19 m	19 m	% écart à la moyenne	7 m	8 m	% écart à la moyenne
Procladius sp. I	1	1		1	0							
Procladius sp. II	1	4		6	4							
Thienemannimyia northumbrica										1	0	
Zavrelimyia melanura	56	82	18,8	132	130	0,7				119	89	14,4
Ablabesmyia longistyla	3	0								3	1	
Ablabesmyia monilis							0	1		8	8	
Heterotrissocladius marcidus										3	2	
Cricotopus cf. *pirifer*	17	17	0							1	3	
Psectrocladius sordidellus	102	98	2	210	266	11,7	1	0		15	35	40
Corynoneura scutellata										3	0	
Chironomus commutatus	89	70	11,4	26	38	18,7	0	2		17	15	6
Chironomus plumosus							2	4				
Pagastiella orophila	2	0								1	0	
Pentapedilum nubens										1	0	
Tanytarsus bathophilus	0	3		2	0		126	158	10,6			
Paratanytarsus laccophilus	1	1										
Tanytarsus holochlorus										1	0	
Tanytarsus miriforceps	2	8		2						2	2	
Tanytarsus debilis										10	7	
Total	274	284		379	438		129	165		185	162	
Nombre total d'espèces	10	9		7	4		3	4		14	9	
χ^2	20,245 = NS			0,571 = NS			2,394 = NS			20,77 = NS		

que les différences entre deux pièges ne sont pas significatives et que les espèces dominantes, tout au moins pour les zones considérées, sont réparties de façon homogène.

L'écart à la moyenne de deux espèces n'excède pas 20 % puisqu'il évolue entre 0,7 % et 18,8 % dans la plupart des cas, à l'exception de *Psectrocladius sordidellus* où il atteignait 40 % pour les deux pièges placés respectivement au-dessus du niveau —7 m et —8 m.

Des divergences d'ordre qualitatif existent cependant au niveau des espèces rares, c'est-à-dire celles dont la densité ne dépasse pas 2 % de la somme des éclosions d'un piège.

Les variations numériques spécifiques entre deux pièges sont représentées dans les quatre cas envisagés, sur le tableau IX. Ce tableau met en évidence le nombre d'espèces communes aux deux pièges de même profondeur et le nombre total d'espèces récoltées dans ces deux pièges. Ces données sont ensuite comparées au nombre total d'espèces recensées dans ces différentes zones au cours des trois années de piégeage. Il apparaît ainsi que, même dans la zone profonde, deux pièges au moins s'avèrent nécessaires si l'on désire obtenir la meilleure représentation spécifique d'un niveau déterminé, soit environ les 4/5e de son peuplement.

En résumé, les points suivants peuvent être établis.

Il n'existe pas de déviation quantitativement significative dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh à condition que deux pièges soient placés au-dessus d'un même substrat homogène et à une même profondeur.

Il apparaît des variations qualitatives au niveau des espèces rares et à distribution inégale; toutefois deux pièges permettent, le plus souvent, d'obtenir 80 % des espèces présentes.

Cette dernière constatation rejoint les observations faites par Sandberg (1969 : 184) au lac Erken où un seul piège ne capture en moyenne que 60 % des espèces et ne reflète donc pas la composition spécifique réelle du peuplement larvaire, alors que deux pièges, dans ce même lac, recueillent entre 77 % et 80 % du peuplement.

4.2. — Cas d'un lac peu profond : le Gourg Nère Inférieur II.

Les émergences obtenues à l'aide de deux pièges placés en 1967, puis en 1968, sur un substrat vaseux homogène à 4 m de profondeur sont comparées sur le tableau VIII.

— La somme des individus capturés dans chaque piège s'écarte peu de la moyenne et atteint seulement 3,7 % en 1967 et 9,3 % en 1968.

TABLEAU VIII. — Comparaison des captures de deux pièges placés dans les mêmes conditions en 1967 (A et B), puis 1968 (C et D) à 4 m de profondeur dans le Gourg Nère Inférieur II.

	1967				1968			
	A	B	% moyenne A + B	% écart à la moyenne	C	D	% moyenne C + D	% écart à la moyenne
Procladius sp I	1	2	0,1		1	4	0,3	
Procladius sp II	3	2	0,3		2	2	0,2	
Macropelopia nebulosa	0	0			1	1	0,1	
Macropelopia goetghebueri	4	0	0,2		1	0		
Thienemannimyia northumbrica	0	1			0	0		
Zavrelimyia melanura	0	32	1,6		0	0		
Ablabesmyia longistyla	379	393	39,2	1,8	277	362	34,1	13,5
Ablabesmyia monilis	8	13	1,1	27,3	1	1	0,1	
Total Tanypodinae			42,5				34,7	
Psectrocladius barbatipes	76	90	8,4	8,4	58	16	4,0	43,2
Psectrocladius octomaculatus	1	3	0,2		0	0		
Parakiemeriella coronata	162	109	13,7	19,9	253	273	28,1	3,8
Corynoneura lacustris	1	0						
Total Orthocladiinae			22,3				32,1	
Chironomus commutatus	9	12	0,8	4,3	4	3	0,4	
Cryptocladopelma lateralis	3	1	0,2		10	30	2,1	50,0
Einfeldia dissidens	47	76	6,2	23	36	10	2,5	56,5
Limnochironomus pulsus	112	216	16,6	31,7	178	297	25,4	25,0
Pagastiella orophila	6	6	0,6		3	1	0,2	
Total Chironomini			24,4				30,6	
Tanytarsus holochlorus	136	59	9,8	39,4	13	9	1,2	18,2
Tanytarsus debilis	1	6	0,3		10	13	1,4	13,0
Total Tanytarsini			10,1				2,6	
Nombre total d'individus	949	1 023	99,3	3,7	848	1 022	100,1	9,3
Nombre total d'espèces	16	16			15	14		

— Du point de vue qualitatif, le nombre total d'espèces récoltées au moyen de deux pièges (18 en 1967 et 15 en 1968), comparé au nombre d'espèces recensées au cours des deux années (19) permet de réaffirmer que deux pièges capturent en moyenne entre 75 % et 90 % des espèces de la zone qu'ils recouvrent (tableau IX).

— Au cours d'une même année et pour deux pièges voisins, ce sont les espèces secondaires qui montrent les plus grands écarts par rapport à la moyenne. C'est ainsi que cet écart atteint 39,4 % pour *Tanytarsus holochlorus* en 1967, 43,2 % pour *Psectrocladius barbatipes* et 56,5 % pour *Einfeldia dissidens* l'année suivante.

— Les variations annuelles entre les piégeages de 1967 et de 1968 affectent essentiellement la fréquence de *Parakiefferiella coronata* qui représente 13,7 % du total en 1967 et 28,1 % de l'ensemble en 1968. Celles de *Limnochironomus pulsus* et *Ablabesmyia longistyla* demeurent par contre beaucoup plus stables.

D'une année à l'autre, c'est également au niveau des espèces secondaires que les variations sont les plus larges; *Psectrocladius barbatipes* passe de 8,4 % à 4 %, *Einfeldia dissidens* de 9,8 % à 1,2 % et *Tanytarsus holochlorus* de 6,2 % à 2,5 %.

Ainsi, au cours des années 1967 et 1968, une grande stabilité se manifeste dans la densité du peuplement de cette zone; deux pièges ont permis de capturer 1 972 individus la première année et 1 870 la seconde, les pièges B et D fournissant à une unité près et à un an d'intervalle, le même nombre d'individus!

Si la somme des individus piégés est donc très voisine d'une année à l'autre, en revanche la fréquence des espèces est variable et traduit une organisation différente de la biocénose essentiellement au niveau des formes secondaires.

TABLEAU IX. — Pourcentage d'espèces obtenu au moyen de 2 pièges par rapport au nom total d'espèces recensées sur plusieurs années à différentes profondeurs du lac de I Bielh et à —4 m du Gourg Nère Inférieur II.

	PB					GNI	
	1965	1967	1968	1966	1968	1967	
Profondeur	1 m	7-8 m	10 m	13 m	19 m	4 m	
Nombre d'espèces communes à deux pièges	14	9	8	4	2	14	1
Nombre total d'espèces dans deux pièges	21	14	11	7	5	18	1
Nombre total d'espèces recensées sur plusieurs années	26	17	13	10	6	20	2
% d'espèces obtenu avec deux pièges	80,8	82,3	84,6	70	83,3	90	

En ce qui concerne la zone « profonde » uniforme des petits lacs, les variations quantitatives entre deux pièges affectent moins les espèces dominantes que les espèces définies comme secondaires, pour lesquelles les écarts à la moyenne peuvent dépasser 50 %.

4.3. — Conclusions.

Il est difficile d'établir l'efficacité de capture des pièges pour une espèce et à plus forte raison au niveau d'un peuplement total. Le problème se complique par le fait que le rendement peut différer selon les profondeurs. Néanmoins, l'analyse des résultats et leur confrontation avec ceux obtenus par d'autres auteurs permettent de penser que les captures d'imagos dans les lacs prospectés fournissent des données raisonnablement satisfaisantes :

1) Les pourcentages élevés d'exuvies par rapport au nombre d'adultes confirment que, pour la plupart des espèces, les pièges utilisés permettent de récolter pratiquement tous les animaux éclos dans le piège. Les pertes dues à la décomposition d'animaux noyés s'avèrent négligeables, même lors de relevés hebdomadaires.

Toutefois, ces pourcentages diminuent sous l'influence de l'agitation de l'eau dans la zone littorale (< 1 m) et de sa température, plus élevée, notamment dans la plupart des lacs peu profonds. Ils sont également plus faibles pour les espèces de petite taille ($N < 4$ mm).

2) Du point de vue qualitatif, deux pièges au moins s'avèrent nécessaires pour obtenir une bonne image du peuplement : on récolte ainsi 80 % des espèces d'un niveau déterminé. L'abondance relative des espèces de la zone littori-profonde du lac de Port-Bielh, mise en évidence par cette méthode, est comparable à celle du peuplement larvaire (tableau V).

3) Pour la majeure partie des espèces dominantes de cette même zone, le nombre d'éclosions représente 48,4 à 63 % du peuplement larvaire au dégel. Ces pourcentages s'avèrent supérieurs à ceux qui sont mentionnés dans la littérature.

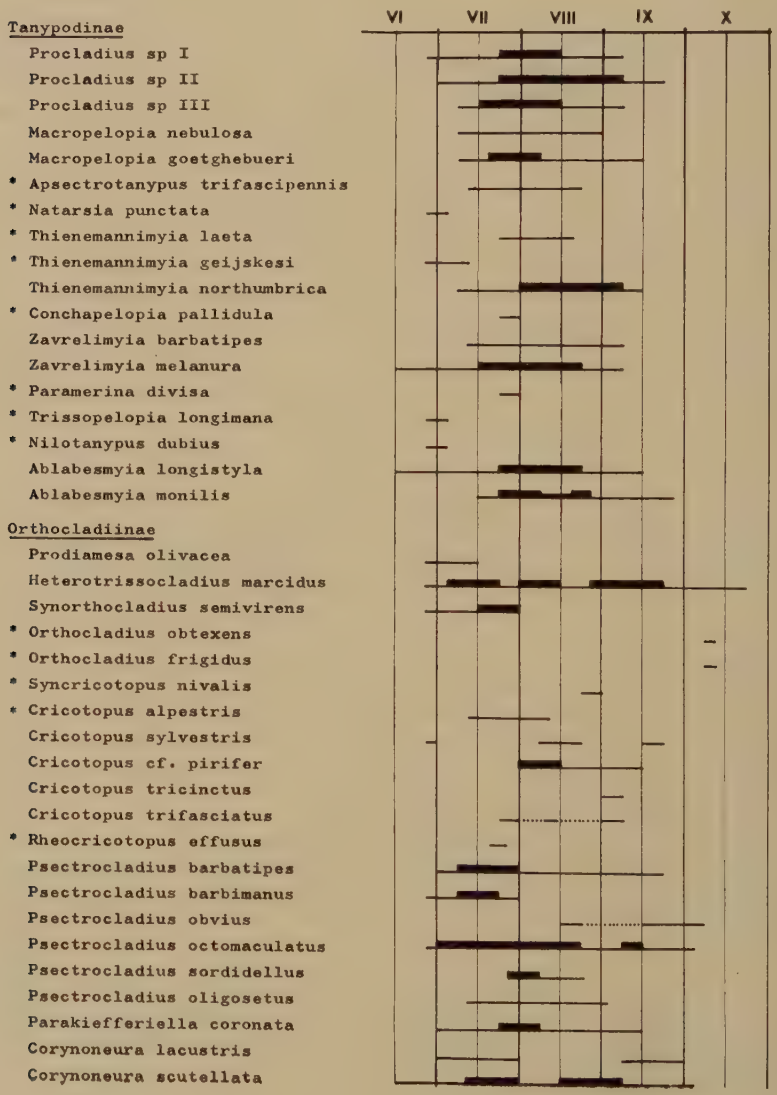
Compte tenu de la mortalité larvaire et nymphale, du comportement spécifique et de la prédation par les truites, les pièges paraissent fournir une bonne estimation de la densité des éclosions dans les lacs étudiés.

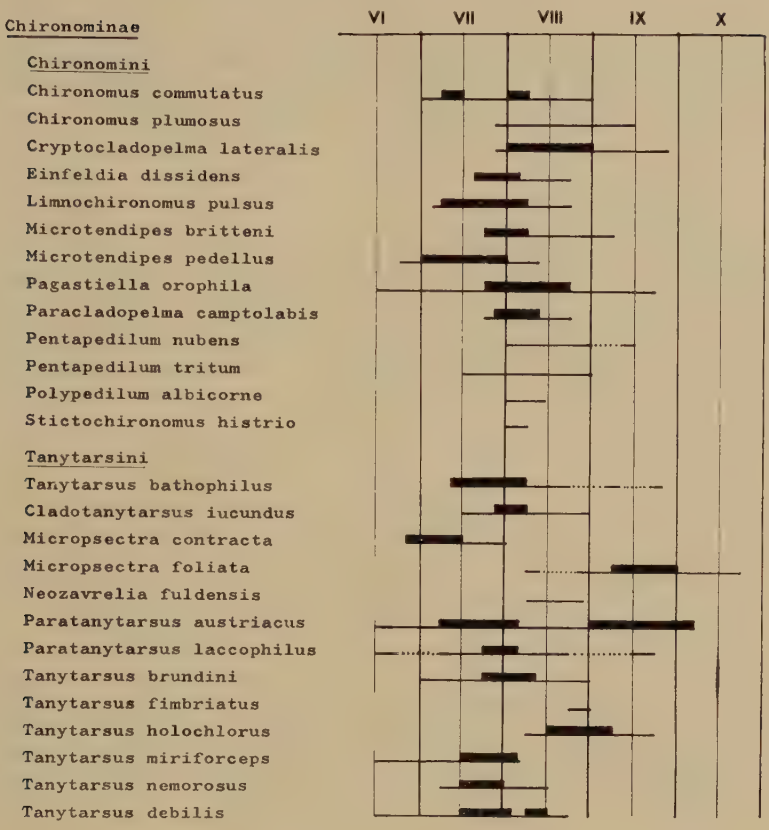
4) Les différences observées entre deux pièges placés en parallèle sont d'autant plus marquées que le substrat est hétérogène (zone « littorale » du Port-Bielh) et l'abondance relative des espèces peu importante.

Elles affectent surtout les espèces à faible densité qui représentent moins de 10 % du peuplement et qui jouent, de ce fait, un rôle secondaire dans la production du benthos (voir deuxième partie).

5. — PHÉNOLOGIE DES CHIRONOMIDES.

Tableau X. — Périodes de vol (trait épaissi : période d'émergence optimale; * : espèces rhéophiles).





L'étude phénologique des Chironomides se fonde sur la connaissance des périodes d'émergences des imagos de chaque espèce. Elle permet de caractériser la faune d'une région particulière par la succession saisonnière des espèces qu'on y rencontre.

De nombreux auteurs, avec des méthodes d'investigation différentes, soit par des récoltes périodiques d'exuvies à la surface d'une nappe d'eau (Humphries 1938 : 567-577; Thienemann 1941 : 103, 1950 : 57-58), soit au moyen de trappes flottantes (Miller 1941 : 25), soit enfin au moyen de pièges immergés (Brundin 1949 : 553-561 et 583-588) ont abordé cette étude. En fonction de la situation géographique des milieux et des conditions climatiques qui en résultent, chaque auteur a adopté ses propres limites chronologiques pour définir les formes de printemps, d'été et d'automne.

Ainsi, Sandberg (1969 : 152) lorsqu'il étudie la phénologie des Chironomides du lac Erken, un lac subarctique suédois proche

d'Uppsala, subdivise les six mois (début mai à octobre) de la saison globale d'émergences en six périodes que nous reproduisons en regard des subdivisions conventionnelles choisies pour notre étude.

5.1. — **Périodes de vol.**

Pour 65 espèces, nous avons figuré sur le tableau X, les périodes de vol extrêmes observées entre 1965 et 1968, en soulignant d'un trait plus épais les époques d'émergences maximales des espèces les plus fréquentes dans les différents milieux qui s'échelonnent entre 2 050 m (Méandres d'Estibère) et 2 325 m (Lac Supérieur).

Ces données conduisent à subdiviser le temps des émergences en quatre périodes de durée inégale :

Limites chronologiques : Massif de Néouvielle		Limites chronologiques : Lac Erken	
1 — du dégel - 15 juillet	printemps	1 du dégel - fin mai	printemps
2 — 15 juillet-15 août	été	2 — juin	été
3 — 15 août-31 août		3 — 1-15 juillet	
4 — septembre-octobre	automne	4 15 juillet-15 août	
		5 — 15 août-31 août	
		6 — septembre-octobre	automne

Le dégel survient, suivant l'altitude, au début de juin pour le lac Inférieur d'Estibère (2 100 m) et à la fin de juin pour le lac Supérieur (2 328 m) soit avec un décalage de trois semaines pour une différence de niveau de 228 mètres.

La période 1, dans la zone considérée et d'un point de vue entomologique, peut être assimilée à un printemps tardif, parfois de très courte durée dans les lacs supérieurs, lorsque le dégel survient fin juin début juillet. C'est la période de réchauffement rapide de l'eau qui peut, dès fin juin, atteindre des températures avoisinant 15° C dans les lacs les plus bas de la série (I, A, GNI^{III}).

Les périodes 2 et 3 équivalent à l'été : c'est l'époque où les eaux maintiennent leurs températures maximales, malgré quelques fluctuations enregistrées dans les lacs peu profonds plus sensibles

que les lacs profonds aux conditions météorologiques souvent mauvaise lors de la deuxième quinzaine d'août. Dès cette date s'annonce la fin de la saison estivale qui n'aura duré que 45 jours environ. Les eaux profondes du lac de Port-Bielh, par suite d'un réchauffement beaucoup plus lent, n'atteignent leur plus haute température qu'à la fin de la période 3 (Capblancq et Laville 1968 : 291).

Au cours de la période 4, les eaux des lacs dont la profondeur n'excède pas 5 m se refroidissent progressivement lorsque les gelées deviennent de plus en plus fréquentes. Dès la mi-octobre les températures avoisinent 5° C et traduisent la précocité de l'automne. Au lac de Port-Bielh, en revanche, c'est la période d'isothermie qui, suivant les années, s'effectue entre 11° C et 13° C.

5.2. — **Étude dynamique des émergences.**

5.2.1. — Aspect qualitatif.

Nous avons récapitulé dans le tableau XI les variations saisonnières du nombre d'espèces de Chironomides (54 au total) capturées dans les lacs du massif de Néouvielle, et transposé graphiquement (*fig.* 18) l'évolution annuelle des quatre principales sous-familles ou tribus.

Dès la deuxième moitié de juin, 18 espèces apparaissent avec une dominante d'Orthocladiinae (8) pour seulement 2 Chironomini :

Tanypodinae	Orthocladiinae	Chironominae
A. longistyla	*C. lacustris*	*M. pedellus*
Z. melanura	*C. scutellata*	*P. orophila*
Procladius sp 1	*C. sylvestris*	
	H. marcidus	*M. contracta*
	P. olivacea	*P. laccophilus*
	Ps. barbimanus	*P. austriacus*
	Ps. octomaculatus	*T. miriforceps*
	S. semivirens	*T. debilis*

Quatre d'entre elles, dont les éclosions sont concentrées en juillet, représentent la faune précoce : *P. olivacea, P. barbimanus,*

Tableau XI. — Variations saisonnières du nombre d'espèces de Chironomides émergeant dans les lacs du Néouvielle entre 2 100 et 2 350 m.

	Nombre total	Juin		Juillet		Août		Septembre		Octobre	
		15-22	23-30	1-15	16-31	1-15	16-30	1-15	16-30	1-15	16-31
Tanypodinae	10	2	3	8	10	10	10	8	2	1	0
Orthocladiinae	18	1	8	11	13	11	11	8	8	4	1
Chironomini	13	1	2	4	9	13	10	5	2	0	0
Tanytarsini	13	4	5	8	9	11	10	4	5	2	1
Total	54	8	18	31	41	45	41	25	17	7	2

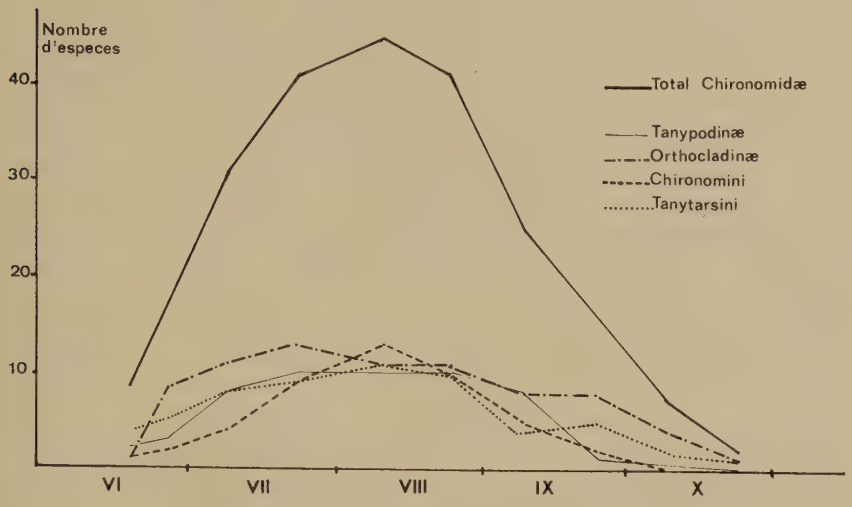


Fig. 18. — Variations saisonnières du nombre d'espèce de Chironomides qui émergent dans les lacs du massif de Néouvielle entre 2 100 et 2 350 m.

M. pedellus, M. contracta. Cette dernière est, au Bodensee, une forme de printemps univoltine qui, entre 5 m et 12 m de profondeur, éclot en avril-mai et sans interruption d'avril à novembre à —45 m (Reiss 1968 : 290, *fig.* 51).

Le mois de juillet correspond également au premier pic d'émergence de trois espèces : *C. scutellata, H. marcidus, P. austriacus* dont la sténothermie larvaire paraît être la cause du ralentissement, voire même de l'arrêt, des éclosions imaginales pendant la saison chaude; les éclosions sont aptes à reprendre entre la fin août et le début octobre. Ce deuxième pic automnal ne correspond certainement pas à l'aboutissement d'une deuxième génération car, au lac Vert, *H. marcidus* et *P. austriacus* présentent une période d'émergence continue du mois d'août au mois de septembre. Cette nappe d'eau très peu profonde (p = 1 m), renouvelée par les émissaires des Gourgs Nères et du Gourguet, se retroidit pendant la nuit et peut subir au cours de l'été d'importantes fluctuations thermiques journalières de l'ordre de 6° C à 10° C permettant à ces formes sténothermes d'eau froide d'éclore sans discontinuité. Reiss (1968 : 310) pense d'ailleurs que la période froide automne/hiver/printemps peut être considérée comme une unité phénologique dont la cohésion est interrompue par les conditions rigoureuses de l'hiver. Quoique cela apparaisse moins nettement sur les diagrammes d'émergence (*fig.* 13), *Psectrocladius octomaculatus* peut également être considéré comme une forme sténotherme d'eau froide.

Elle colonise notamment les mêmes stations que *Heterotrissocladius marcidus* et, de même que pour cette espèce, ses éclosions sont continues avec un maximum d'été observé au lac Vert ainsi qu'au lac le plus froid (Gourguet : température lors des éclosions maximales : 12,5° C). Au Gourg Nère Inférieur II et au Gourg Nère Inférieur I, par contre, les émergences sont concentrées respectivement au printemps (t° = 13,5° C) et à la fin de l'été-début de l'automne (t° = 13°-13,5° C). Toutefois, dans ces deux Gourgs, quelques éclosions plus rares, début septembre au GNI^{II} et début juillet au GNI^{I}, apparaissent comme l'indice d'une phénologie comparable à celle des trois espèces précédentes.

Au cours des périodes 2 et 3, le nombre d'espèces atteint son maximum (41 à 45). C'est la période d'émergence des espèces de la faune intermédiaire ou estivale qui coïncide, du moins dans les petits lacs et dans la zone littorale du lac de Port-Bielh, avec les températures les plus chaudes. La première moitié de la deuxième période correspond au maximum d'espèces d'Orthocladiinae, la deuxième moitié coïncide avec le maximum d'espèces de Chironominae (Chironomini et Tanytarsini). En Suède, dans les lacs subarctiques du Jämtland, Brundin (1949 : 582-583, *fig.* 167) rencontre également le plus grand nombre d'espèces de Chironomides (65) pendant la première quinzaine d'août, période des températures maximales; mais les premières éclosions ont eu lieu fin mai-début juin, soit avec quinze jours à trois semaines d'avance sur celles des lacs du Néouvielle au-dessus de 2 100 m.

Dix-huit espèces estivales prolongent leurs éclosions, de façon plus sporadique, pendant le mois de septembre :

Tanypodinae	Orthocladiinae	Chironominae
A. monilis	*C. cf. pirifer*	*C. lateralis*
A. longistyla	*P. coronata*	*Ch. plumosus*
M. goetghebueri	*Ps. barbatipes*	*M. britteni*
T. northumbrica		*P. orophila*
Z. barbatipes		*P. nubens*
Procladius sp I		
Procladius sp II		*T. bathophilus*
		C. iucundus
		P. laccophilus

Outre les quatre espèces sténothermes froides qui peuvent encore éclore en octobre, il convient de signaler la récolte au lac Vert de *Macropelopia nebulosa*, ainsi que celle de deux espèces à caractère rhéophile, *Orthocladius frigidus* aux Méandres et *Orthocladius obtexens* au Gourg Nère Moyen.

O. obtexens émerge fin février dans la zone littorale du Bodensee (Reiss 1968 : 311). Sa phénologie incite à la considérer comme une forme sténotherme d'eau froide.

Psectrocladius obvius, au lac de l'Ile, *Micropsectra foliata*, au lac Vert, émergent essentiellement pendant la période automnale. *Tanytarsus holochlorus*, aux lacs d'Anglade et Long, ainsi qu'au Gourg Nère Inférieur II émerge fin août-début septembre (*fig.* 15) : il apparaît comme le représentant le plus tardif de la faune Chironomidienne limnique. Dans les Alpes, au Lunzer Obersee (1 163 m), des exuvies de cette espèce ont été récoltées par Thienemann (1950 : 70, tableau 18) vers la même époque (25 août 1943).

5.2.2. — Aspect quantitatif.

Au cours de la période 1, les émergences obtenues dans les neuf lacs le plus intensément prospectés ne représentent guère plus de 4 % des émergences annuelles.

Au cours de la saison estivale (périodes 2 et 3) où 93 % des éclosions imaginales s'effectuent, 42 % en moyenne se produisent pendant la première quinzaine d'août. Toutefois ce pourcentage moyen s'accroît notablement en même temps que la situation altitudinale des lacs : au lac de Port-Bielh il atteignait 66 % en 1966, 77 % en 1968 et s'élevait à 69 % au lac Supérieur d'Estibère en 1967. Dans les lacs les plus bas (Inférieur, Anglade, Long) le maximum d'éclosion se situe entre le 15 et le 31 juillet au tout début de l'été, avec par exemple, en 1967, respectivement pour ces trois lacs : 46 %, 56 % et 47 %, ce qui représente environ la moitié des émergences totales.

Les éclosions de la période automnale ne représentent pas plus de 3 % des émergences totales.

5.3. — **Rôle de la température.**

Ce sont essentiellement les facteurs climatiques qui régissent la phénologie des Chironomides. Dans cette zone altitudinale des Pyrénées, la longueur de l'hiver, qui détermine la durée de gel des lacs, réduit la durée des trois autres saisons à 5 mois et, corrélativement, la période des émergences à 4 mois (mi-juin, mi-octobre). La quasi totalité des éclosions est nettement condensée pendant la période la plus chaude : dans tous les lacs étudiés 93 % des émergences ont lieu entre la mi-juillet et la fin août soit en 45 jours. Pour la plupart des espèces la plus grande partie des émergences s'effectue en 15 jours.

— Le début des éclosions, dans les stations étudiées, présente un retard important si on le compare à celui du lac subarctique prospecté par Sandberg (1968 : 152) ; le printemps subarctique (période 1 et moitié de la période 2) correspond encore à la période hivernale pour les lacs pyrénéens prospectés. Les subdivisions suivantes (3 à 6) coïncident avec celles qui ont été retenues dans cette étude. En fait, pour les trois lacs les plus élevés et les plus lents à se libérer de la glace (lac Supérieur, Gourguet, lac de Port-Bielh), les conditions climatiques se rapprochent davantage de celles des lacs arctiques où les larves sont soumises pendant 8 à 9 mois à des températures très basses (Oliver 1968 : 111). Comme dans ces lacs, le dégel survient au début du mois de juillet et le refroidissement de l'eau apparaît dès la fin du mois suivant.

— Les émergences sont d'autant plus précoces que le dégel survient plus tôt. Ainsi, le réchauffement du lac Supérieur d'Estibère présente un retard de 15 jours à trois semaines par rapport à celui du lac Inférieur. A ce retard correspond un décalage d'une durée équivalente dans le début des éclosions. Un tel type de décalage s'observe également pour un même lac selon la date de son dégel. Il ne dépasse cependant pas 15 jours comme par exemple au Gourg Nère Inférieur II pour *Psectrocladius barbatipes* en 1966 et 1967 (*fig.* 12), ou pour *Ablabesmyia longistyla,* en 1965 et 1966 (*fig.* 12), au Gourg Nère Moyen.

— En règle générale il s'écoule un délai de 8 à 10 jours entre la fusion complète de la glace et le début des émergences. Les premiers adultes de *Heterotrissocladius marcidus, Psectrocladius sordidellus* et *Tanytarsus bathophilus* apparaissent au lac de Port-Bielh lorsque la température de l'eau atteint 7° C à la profondeur considérée. Ceci est en accord avec les observations de Jonasson (1961 : 198) au lac Esrom et de Sokolova (1968 : 141) au Utscha-Stausee où les premières éclosions (*Chironomus anthracinus*) débutent vers 7,2° C-7,3° C. Dans un lac écossais, le Loch Dunmore, Morgan (1958 : 823) signale les premières émergences en avril lorsque la température près du fond atteint 8° C. Notons enfin qu'une espèce littorale du lac de Port-Bielh, *Micropsectra contracta,* peut même éclore lors de la débâcle de la glace, l'eau atteignant à peine 6° C.

— Pour la plupart des espèces il existe une relation très nette entre la température de l'eau et les émergences. Dans les lacs Inférieur, Long et Supérieur d'Estibère, par exemple, le maximum d'éclosions de *Pagastiella orophila* et *Tanytarsus debilis* s'effectue lorsque l'eau atteint une température de 14° C-15° C (*fig.* 19), *Ablabesmyia longistyla* émerge également vers ces mêmes tempé-

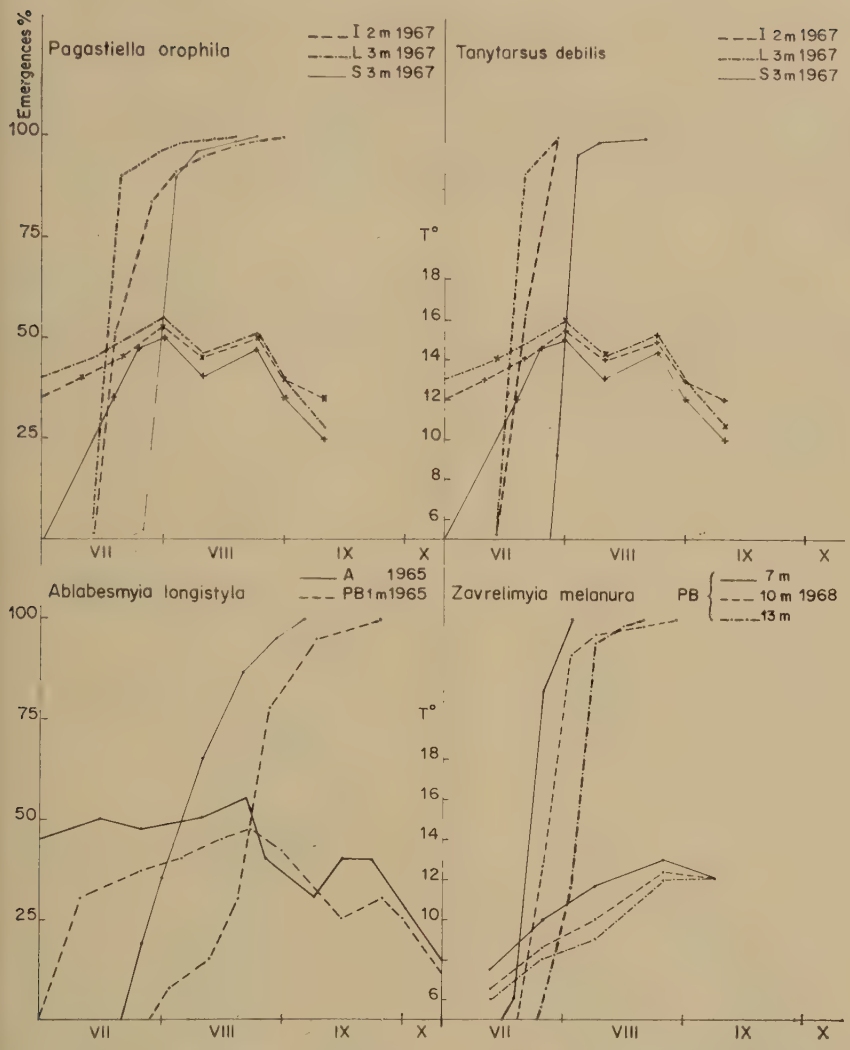


FIG. 19. — Pourcentages cumulés des émergences de *Pagastiella orophila*, *Tanytarsus debilis* et *Ablabesmyia longistyla* dans différents lacs du massif de Néouvielle et de *Zavrelimyia melanura* à 3 profondeurs différentes du lac de Port-Bielh.

ratures dans les lacs d'Anglade et du Port-Bielh à —1 m, soit avec un décalage de trois semaines (*fig.* 19) qui correspond au temps nécessaire pour que ces températures soient atteintes au lac de Port-Bielh.

— De même, le réchauffement progressif des différentes couches d'eau dans le lac entraîne un retard de une à deux semaines dans les émergences de *Zavrelimyia melanura* entre —7 m et

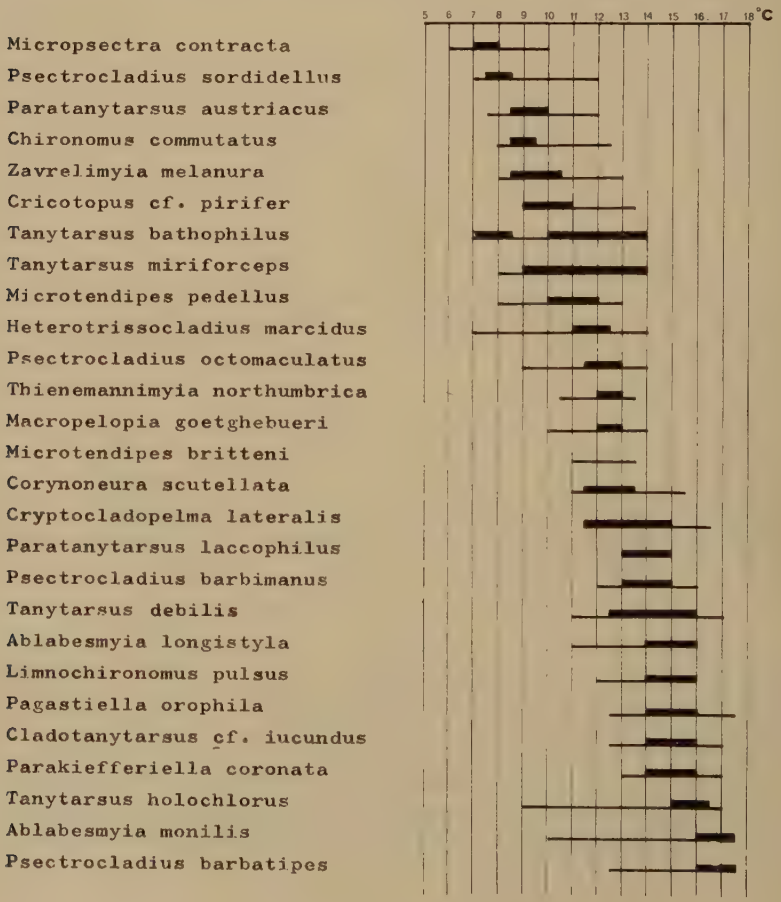
—13 m (*fig.* 19). Le maximum d'éclosions à toutes les profondeurs correspond à une température comprise entre 9° C et 10° C.

— La température apparaît donc comme un des facteurs dominants dans le déterminisme des émergences. Les données recueillies durant plusieurs années semblent indiquer qu'il existe, pour chaque espèce, une température optimale à laquelle s'effectue plus de 80 % des émergences.

— Nous avons récapitulé sur le tableau XII les émergences de 27 espèces de Chironomides parmi les plus fréquentes en relation avec la température de l'eau, et nous avons souligné pour chacune d'elles les températures d'éclosions optimales.

Ce tableau montre que les éclosions imaginales s'effectuent pour presque toutes les espèces dans un intervalle de température de

Tableau XII. — Relation entre les émergences et la température de l'eau.



l'ordre de 4° à 6° C et que la plus grande partie de celles-ci ont lieu dans une étroite marge (1° à 3° C).

— L'étude quantitative comparée des éclosions saisonnières de 8 Chironomides fréquents (*fig.* 20) du lac de Port-Bielh met en évidence des espèces à longue période d'émergences et d'autres à courte période suivant la profondeur.

A. — En zone littorale : période prolongée avec un ou deux pics d'émergence.

— Si 64 à 68 % des éclosions de *Ablabesmyia longistyla* s'effectuent entre 9 et 15 jours, les autres s'étalent sans interruption sur une période de 30 à 45 jours, délimitant une période de vol d'une durée globale de deux mois avec un seul mode d'émergence.

— *Heterotrissocladius marcidus* présente également une longue période de vol mais avec une interruption entre deux pics d'émergence distincts : en 1965, 17 % des éclosions de cette espèce ont lieu en 13 jours (10-23 juillet) et 69 % en 22 jours (19 août-9 septembre) ; en 1966, 50 % des éclosions s'effectuent en 17 jours (5-22 juillet) et 43 % en 10 jours (8-20 septembre).

— *Corynoneura scutellata* présente un type d'émergence comparabe à celui de *H. marcidus* avec une interruption de trois semaines en août entre un premier mode au cours de la deuxième quinzaine de juillet (63,7 % des éclosions) et un deuxième mode fin août - mi-septembre (31,3 % des éclosions).

B. — En zone profonde : période réduite avec un seul pic d'émergence. Pour les espèces 1 à 5 de la zone « littori-profonde », la durée des émergences est beaucoup plus courte, 79 % à 95 % de celles-ci s'effectuant en 8 à 15 jours au maximum ! Ce comportement ressemble tout à fait à celui de 5 espèces d'un lac arctique canadien, le Hazen Camp N° 34, dont 75 % à 100 % des émergences ont lieu pendant une courte période de 4 à 12 jours (Oliver 1968 : 114).

La quasi-totalité des espèces lacustres rencontrées sont univoltines : l'eau qui ne demeure jamais plus de quatre mois à des températures supérieures à 5° C ne permet pas le développement d'une deuxième génération. On a même pu observer un allongement du cycle de développement sur deux ans pour les deux *Chironomus* (*Ch. commutatus* et *Ch. plumosus*) dont les larves, fréquentes dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh, sont les plus grandes en taille et mesurent respectivement 12 mm et 22 mm au dernier stade[1]. Un tel cycle de développement a été mis en évidence chez trois espèces de Chironomini, notam-

1. Nous reviendrons sur cette durée de cycle biologique dans la IIe partie, consacrée à l'étude de la production du lac de Port-Bielh.

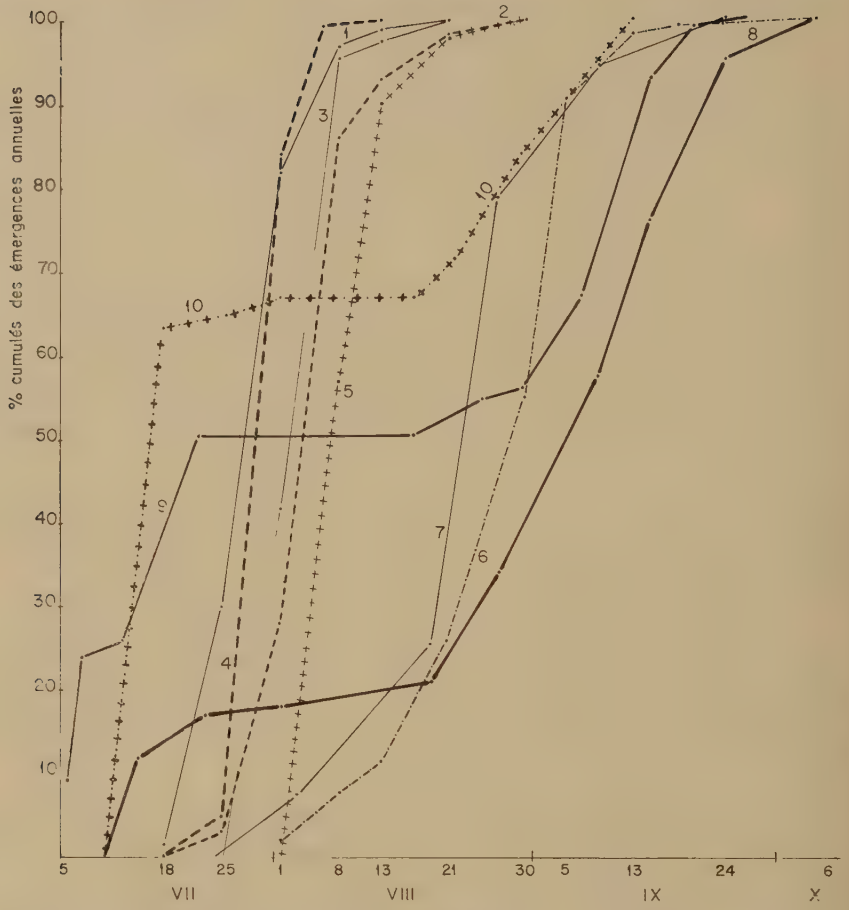


Fig. 20. — Pourcentages cumulés des émergences de 8 espèces de Chironomides fréquentes dans le lac de Port-Bielh : 1. *Zavrelimyia melanura* 1968 : zone littori profonde); 2. *Chironomus commutatus* (1968 : zone littori profonde); 3. *Tanytarsus bathophilus* (1968 : zone littori profonde); 4. *Psectrocladius sordidellus* (1968 : zone littori profonde); 5. *Cricotopus* cf. *pirifer* (1968 : zone littori profonde); 6. *Ablabesmyia longistyla* (1968 : 1,7-7 m); 7. *Ablabesmyia longistyla* (1965 : 1 m); 8. *Heterotrissocladius marcidus* (1965 : 1 m); 9. *Heterotrissocladius marcidus* (1965 : 3-5 m); 10. *Corynoneura scutellata* (1968 : 2,5 m).

ment *Chironomus hyperboreus* (Staeg.) dans un lac canadien, le lac Waskesiu (Rempel 1936), chez *Sergentia coracina* (Zett.) dans un lac de Forêt-Noire, le Titisee (Wülker 1961), et chez *Chironomus anthracinus* Zett. dans un lac du Danemark, le lac Esrom à —17 m et —21 m; cependant les populations moins profondes de ce dernier lac (11 m et 14 m) ont un cycle annuel (Jonasson 1965 : 157).

Plus récemment Saether (1968 : 440) suppose un cycle d'une durée comparable chez un Diamesini, *Diamesa valkanovi* Saether, qui vit dans un torrent de glacier norvégien.

Un cycle qui durerait trois ans ou plus a même été noté chez un Tanypodinae du genre *Procladius* de la région arctique canadienne par Oliver (1968 : 112).

Cet allongement du cycle est une réponse aux conditions de vie dont la rigueur augmente en même temps que la latitude et l'altitude; en ce sens, la température est un des principaux facteurs responsables de l'allongement de la durée de vie larvaire. Mais elle ne représente pas le seul facteur déterminant comme l'ont montré Jonasson et Kristiansen (1967 : 201-202) dans le cas du lac eutrophe Esrom où la croissance larvaire de *Ch. anthracinus* est inhibée à la fois par la faible concentration en oxygène lors de la stratification estivale, et par les basses températures lors de la période de gel.

Un allongement du cycle biologique en fonction de l'altitude a été mis en évidence dans plusieurs ruisseaux de la vallée d'Aure (massif du Néouvielle) par Décamps (1967 : 519-522) pour différentes espèces de Trichoptères. *Rhyacophila evoluta* McLachlan, par exemple, présente un cycle d'un an à 690 m d'altitude, de deux ans à 1 920 m et 2 180 m et de trois ans à 2 380 m. Ces différences sont attribuées aux variations de température et de longueur de la période d'enneigement.

Ce phénomène de prolongation de la vie larvaire avec l'altitude paraît général puisqu'il a été également observé chez les vertébrés et notamment pour des populations du triton *Triturus helveticus* Razoumowsky, vivant dans les Pyrénées à 2 100 m (Angelier, 1961 : 13).

5.4. — **Sex ratio.**

La *sex ratio* obtenue à partir des imagos récoltées dans des pièges placés à différentes profondeurs a été figurée (tableau XIII) pour quatre espèces dominantes de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh. La signification des résultats est testée au moyen d'un calcul de χ^2 avec correction de continuité de Yates.

$$\chi^2 c = \frac{\Sigma\,(|f^{th} - fo| - 0{,}5)^2}{f^{th}}$$

Deux faits ressortent assez nettement de ce tableau :

1° La *sex ratio* varie en fonction de la profondeur. Les variations, relativement faibles, se révèlent cependant significatives pour deux espèces *Zavrelimyia melanura* et *Chironomus commutatus*.

TABLEAU XIII. — Sex-ratio et densités larvaires moyennes de quatre espèces de Chironom à différents niveaux du lac de Port-Bielh.

Zavrelimyia melanura	7 m		10 m		11 - 12 m		13 - 13,5	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Eclosions totales 1968	61	31	122	114	71	101	38	78
Sex ratio	1,96		1,07		0,70		0,48	
χ^2	4,57		0,10		3,44		6,55	
Densité larvaire/m² moyenne	454		997		449			

Cricotopus cf. *pirifer*	10 - 11 m		12 - 13,5 m	
	♂	♀	♂	♀
Eclosions totales 1968	30	35	49	75
Sex ratio	0,86		0,65	
χ^2	0,12		2,52	
Densité larvaire/m² moyenne	369		96	

Psectrocladius sordidellus	10 m		11 - 13,5 m		15 - 1
	♂	♀	♂	♀	♂
Eclosions totales 1968	218	207	307	348	116
Sex ratio	1,05		0,98		0,7
χ^2	0,11		0,04		2,5
Densité larvaire/m² moyenne	1309		1138		455

Chironomus commutatus	1,5 - 7 m		10 m		11 - 13
	♂	♀	♂	♀	♂
Eclosions totales 1968	18	19	110	106	148
Sex ratio	0,95		1,04		1,4
χ^2	0		0,020		4,2
Densité larvaire/m² moyenne			1546		951

2° Chez les quatre espèces étudiées, les *sex ratio* paraissent les plus proches de la normale (= 1) aux environs de la profondeur de 10 m, laquelle correspond également au maximum de densité du peuplement. Cela semble indiquer que c'est à ce niveau que ces espèces trouvent dans le lac de Port-Bielh les meilleures conditions de développement.

Les densités larvaires (à chaque profondeur) s'avérant très significativement différentes, les variations de la *sex ratio* inter-

viendraient donc à des profondeurs où les espèces trouvent des conditions de vie moins favorables.

Ces facteurs défavorables pour l'espèce pourraient agir soit, ce qui paraît le plus probable, en provoquant une mortalité différentielle des sexes, soit sur la différenciation primaire et secondaire des larves.

Les observations de Miller (1941 : 42-43) qui, le premier, a signalé une augmentation des ♀♀ avec la profondeur sont en faveur de la première hypothèse; cet auteur attribue ce fait à une résistance moins grande des larves ♂ lorsque leur environnement devient défavorable, en l'occurrence lorsque la température s'abaisse.

Ces observations semblent corroborer celles effectuées pour *Zavrelimyia melanura*, *Psectrocladius sordidellus* et *Cricotopus* cf. *pirifer* qui pourraient également présenter une mortalité frappant préférentiellement le sexe ♂. Toutefois les résultats sont totalement différents pour la dernière espèce, *Chironomus commutatus*, où, inversement, le pourcentage de ♂♂ croît au-delà de 10 m de profondeur.

Doit-on dans ce cas admettre une meilleure adaptation des larves ♂ aux conditions de milieu, notamment aux températures moyennes plus faibles et au déficit en oxygène qui précisément croît rapidement au-dessous de 11 m pendant l'hiver (Capblancq et Laville 1968 : 309) ?

Faut-il voir là une répercussion de l'allongement du cycle biologique de cette espèce, dont la larve passe le premier hiver au stade 3 chez lequel la mortalité du sexe ♀ serait supérieure?

Dans tous les cas il ne semble pas exister de relations entre la densité et la plus grande abondance de l'un ou l'autre sexe; pour deux populations comparables de *Zavrelimyia melanura* les *sex ratio* sont inversées à —7 m et à —13 m.

Andersen (1961) passant en revue les différents cas où est signalée une influence de la densité sur la *sex ratio* aboutit à la conclusion suivante qu'en règle générale, chez les invertébrés à sexe ♂ hétérogamétique (la plupart des Coléoptères et Diptères), la densité n'a aucun effet sur la *sex ratio*, la seule exception étant chez *Drosophila pseudoobscura* sensu lato.

La deuxième hypothèse envisagée est que les composantes du milieu agissent sur la différenciation sexuelle primaire et secondaire des larves et induisent l'inversion phénotypique du sexe d'un certain nombre d'individus.

Cette explication paraît cependant moins probable bien que, selon Thomson (1971 : 369), une même espèce de Chironomide

puisse présenter, suivant les populations, une hétérogamétie soit mâle soit femelle et que Wülker (1961) ait décrit des cas fréquents d'intersexualité ce qui pourrait traduire une certaine labilité sexuelle, au moins chez certaines espèces.

D'autres explications peuvent être recherchées, qui tiendraient compte des différents modes de reproduction de ces Diptères. Certaines espèces présentent en effet une parthénogénèse obligatoire, d'autres au contraire une parthénogénèse facultative (Thienemann 1954 : 278-284) ou accidentelle (Grodhaus 1971 : 340). Chez une même espèce, parthénogénèse et reproduction sexuée peuvent même coexister au sein d'une même population (Lindeberg 1971 : 310) ce qui entraîne des déviations de la *sex ratio* globale.

Il semble que si de tels phénomènes existaient dans le cas des exemples que nous avons étudiés, la *sex ratio* devrait être davantage perturbée (en effet, il existe seulement 10 % de ♂ chez *Tanytarsus gregarius* et *Tanytarsus norvegicus* K., les deux exemples cités par Lindeberg).

Si la première hypothèse paraît la plus vraisemblable, il reste à la vérifier par une étude expérimentale plus précise. Dans ce cas l'action éventuelle d'un ou plusieurs facteurs écologiques sur une population de Chironomides pourrait se manifester en premier lieu par une perturbation de la *sex ratio* qui précéderait la diminution puis la disparition de l'espèce. Cette étude permettrait en même temps d'approfondir nos connaissances sur la dynamique des populations et les problèmes de production.

5.5. — **Conclusions.**

L'étude phénologique des Chironomides nous a permis de mettre en évidence les faits suivants :

— Les conditions climatiques particulières des lacs pyrénéens, à la limite des zones subalpine et alpine, ont pour effet de réduire à quatre mois la durée de la période d'émergence des Chironomides qui peuplent ces lacs.

— Chaque saison, notamment celle assimilée au printemps et définie comme la période de réchauffement de l'eau qui suit immédiatement le dégel, est réduite de moitié ou plus.

— Une période de 8 à 10 jours s'écoule entre la fusion complète de la glace et les premières émergences qui, au lac de Port-Bielh, commencent dès que la température atteint 7° C, et même 6° C pour *Micropsectra contracta*.

— 93 % des éclosions imaginales sont concentrées pendant la saison chaude (mi-juillet à fin août), le maximum des Orthocla-

diinae précèdant celui des Chironominae (Chironomini et Tanytarsini).

— Dans le lac de Port-Bielh, trois types d'émergence ont été mis en évidence en fonction de la profondeur :

A) dans la zone « littorale » : longue période d'émergence (2 mois),

- continue avec un seul pic *(Ablabesmyia longistyla)*,
- discontinue avec deux pics *(Heterotrissocladius marcidus, Corynoneura scutellata)*.

B) dans la zone « littori-profonde » : courte période d'émergence (79 % à 95 % s'effectuant en 8 à 15 jours),

- continue avec un seul pic *(Zavrelimyia melanura, Cricotopus* cf. *pirifer, Psectrocladius sordidellus, Chironomus commutatus, Tanytarsus bathophilus)*.

— Le réchauffement des différentes couches d'eau étant progressif on a pu constater un décalage de 8 à 15 jours dans les périodes de vol des différentes populations de certaines espèces eurybathes notamment celles de *Zavrelimyia melanura* vivant entre —2,5 m et —7 m et celles vivant à —13 m.

De telles variations dans la phénologie des espèces vivant dans des biotopes à régime thermique différent ont été signalées par Brundin (1949 : 561) dans le lac subarctique suédois Innaren où un décalage d'un mois apparaît pour trois espèces, dont *Ablabesmyia monilis*, entre les populations de —1,5 m et celles de —11 m.

— Dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh, où le régime thermique est le plus froid, *Chironomus plumosus* et *Chironomus commutatus*, deux espèces bivoltines au lac de Constance (Reiss 1968 : 210), effectuent leur cycle de développement en deux ans.

— Tous les autres Chironomides rencontrés sont univoltins. Dans chaque station la période de vol de la majorité d'entre eux n'excède pas un mois, la plus forte densité d'émergences s'effectuant en quinze jours.

En raison de leur situation altitudinale, la température des eaux des différents lacs n'excède 5° C que pendant quatre à cinq mois. Toutefois, au cours de l'été, elle peut, du moins dans les lacs peu profonds ($p < 5$ m), atteindre 15° C à 17° C et jusqu'à 18°-19° C en surface, ce qui explique l'absence dans le peuplement d'espèces sténothermes strictes qui habituellement caractérisent la faune précoce.

Ces espèces doivent être recherchées, plus sûrement, dans les eaux courantes, alimentées par des névés ou des sources froides qui leur confèrent des températures moins élevées pendant la saison chaude.

6. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

L'étude critique des résultats fournis par les méthodes de piégeage a permis d'analyser d'une part le mode de peuplement des différents lacs du massif de Néouvielle et de définir d'autre part le cycle biologique de plusieurs espèces en relation avec les conditions climatiques si particulières de cette zone des Pyrénées.

Les résultats peuvent être résumés de la façon suivante :

1) L'étude comparée des imagos et des exuvies correspondantes capturées dans les pièges, amène à constater que, pour les espèces dont la taille est supérieure à 4 mm, le % d'exuvies est de l'ordre de 67 à 102 % de celui des imagos (tableau IV). Ceci implique une erreur négligeable dans le piégeage vraisemblablement due à l'immersion des animaux qui se sont noyés dans le flacon après leur capture.

L'étude comparée de la densité larvaire avant les éclosions et de la densité des émergences (tableau V) prouve la bonne représentativité des résultats obtenus dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh. Toutefois, la rentabilité des pièges utilisés décroît avec la taille des espèces.

2) L'étude comparée des émergences dans deux pièges placés à la même profondeur a permis de constater plusieurs faits :

a) deux pièges s'avèrent nécessaires pour obtenir 80 % des espèces présentes dans un biotope déterminé.

b) d'importantes différences à la fois qualitatives et quantitatives apparaissent dans la zone littorale non uniforme du lac de Port-Bielh ainsi que dans les petits lacs au niveau des espèces secondaires, c'est-à-dire celles dont la densité représente 2 à 10 % des émergences totales.

c) des différences qualitatives se manifestent pour les espèces rares ($d < 2$ %) dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh; toutefois la représentativité s'avère satisfaisante pour les formes dominantes ($d > 10$ %) où la différence par rapport à la moyenne de deux pièges n'excède pas 20 %.

3) Dans cette zone altitudinale des Pyrénées, où les stations prospectées demeurent gelées pendant une période de 7 mois en moyenne, les conditions climatiques rencontrées dans les trois lacs les plus élevés [Supérieur (2 325 m), Port-Bielh (2 285 m), Gourguet (2 219 m)] rappellent celles des lacs arctiques canadiens étudiés par Oliver (1968) où les larves sont soumises pendant 8 à 9 mois à des températures proches de 0° C.

La température apparaît comme un des facteurs dominant dans le déterminisme des émergences. Les premières apparitions d'imagos coïncident avec la fin du mois de juin dans les lacs les plus bas; 93 % des émergences sont concentrées sur une période de 45 jours (mi-juillet à fin août). Ce retard dans le début des éclosions rend difficile la mise en évidence d'une faune précoce. Les émergences débutent en général dès que la température de l'eau atteint 7° C, ce qui correspond à un délai de 8 à 10 jours après la fusion complète de la glace. Toutefois des imagos de *Micropsectra contracta* ont été observées au lac de Port-Bielh lors de la débâcle, la température de l'eau atteignant à peine 6° C.

Dans une station donnée la quasi-totalité des émergences s'effectue en 15 jours pour la plupart des espèces.

4) Les émergences sont d'autant plus précoces que le dégel survient plus tôt.

a) un décalage de 8 à 15 jours peut apparaître pour une même espèce suivant le régime thermique des lacs où on la rencontre (*fig.* 19); en effet, pour chaque espèce, la plus grande partie des éclosions s'effectue dans une limite assez étroite de température (1 à 3° C) (tableau XIII).

b) un retard dans la période d'éclosions d'une espèce peut être observé pour différentes profondeurs d'un même lac. C'est ainsi que dans le lac de Port-Bielh, *Zavrelimyia melanura,* espèce eurybathe, présente un décalage de 15 jours entre les émergences de la population qui vit à 7 m de profondeur et celle qui vit à —13 m (*fig.* 19).

5) Au lac de Port-Bielh, où la plupart des émergences ont eu lieu avant l'isothermie d'automne deux modes d'émergences ont été mis en évidence suivant la profondeur (*fig.* 20) :

a) la zone « littorale » (0-7 m) est caractérisée par des espèces à longue période d'émergence avec soit un seul pic *(Ablabesmyia longtistyla)* soit deux pics séparés par une interruption de trois semaines *(Heterotrissocladius marcidus, Corynoneura scutellata).*

b) la zone « littori-profonde » (7-19 m) au contraire se distingue par une courte période d'émergences; 80 à 95 % d'entre elles s'effectuent en 8 à 15 jours au maximum ce qui rappelle le comportement de cinq espèces d'un lac arctique canadien étudié par Oliver (1968 : 114).

6) Dans leur quasi-totalité les espèces du lac de Port-Bielh sont univoltines; en effet, la température de l'eau ne dépasse 5° C que tout au plus pendant 4 mois et ne permet donc pas le développement d'une deuxième génération. Cependant, deux espèces, les plus grandes, *Chironomus commutatus* et *Ch. plumosus* effectuent leur cycle sur deux années. Cet allongement du cycle biologique en fonction de l'altitude a également été souligné dans les Pyrénées chez plusieurs espèces de Trichoptères (Décamps 1967 : 519-522), de même que chez des populations de vertébrés, notamment chez *Triturus helveticus* (Angelier 1961 : 13).

7) Au lac de Port-Bielh des variations de la *sex ratio* en relation avec la profondeur ont été mises en évidence chez les 4 espèces dominantes de la zone « littori-profonde » : elles se révèlent significatives pour deux d'entre elles : *Zavrelimyia melanura* et *Chironomus commutatus*. Chez ces quatre espèces les *sex ratio* paraissent le plus proche de la normale aux environs de —10 m de profondeur, qui correspond à la zone de densité maximale du peuplement. Au-delà, le % de ♀ augmente chez trois d'entre elles *(Z. melanura, Psectrocladius sordidellus, Cricotopus* cf. *pirifer)* mais il décroît chez *Ch. commutatus*. On peut penser qu'il s'agit là d'une éventuelle répercussion de l'allongement du cycle biologique de cette espèce. Dans tous les cas il ne semble pas exister de relations entre la densité et la plus grande abondance de l'un ou l'autre sexe.

L'ensemble des faits mis en évidence nous montre l'influence prépondérante des conditions climatiques sur la phénologie des Chironomides qui vivent en haute altitude.

(à suivre).

ANNALES DE LIMNOLOGIE, t. 7, fasc. 3, 1971, p. 335-414

RECHERCHES SUR LES CHIRONOMIDES [DIPTERA] LACUSTRES DU MASSIF DE NÉOUVIELLE (HAUTES-PYRÉNÉES)

DEUXIÈME PARTIE

COMMUNAUTÉS ET PRODUCTION

par H. Laville[1]

SOMMAIRE

IV. Les communautés 337

1. — Méthode de détermination des groupements 337

2. — Groupements de stations 340
2.1. — Différents groupements 340
2.2. — Affinités entre les groupements 342

3. — Groupements d'espèces 343

4. — Analyse des groupements 347
4.1. — Groupement I 351
4.1.1. Composantes écologiques 351
4.1.2. Composantes spécifiques 352
4.2. — Groupement II 353
4.2.1. Composantes écologiques 354
4.2.2. Composantes spécifiques 354
4.3. — Groupement III 355
4.3.1. Composantes écologiques 355
4.3.2. Composantes spécifiques 356
4.4. — Groupement IV 357
4.4.1. Composantes écologiques 357
4.4.2. Composantes spécifiques 357
4.5. — Remarques 358

1. Ce mémoire constitue la deuxième partie d'une Thèse présentée devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse en vue de l'obtention du Doctorat es Sciences naturelles. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31 - Toulouse.

5. — Répartition des *Tanytarsus* 359
5.1. — Les lacs du vallon d'Estibère 359
5.2. — Les lacs du vallon de Port-Bielh 361
5.3. — Discussion 361

6. — Résumé et conclusions 362

V. Etude de la production du lac de Port-Bielh 367

1. — Méthodes 368

2. — Composition qualitative et quantitative du macrobenthos 369
2.1. — Le macrobenthos 369
2.2. — Les Chironomides 373

3. — Cycles biologiques 373
3.1. — *Psectrocladius sordidellus* 377
3.2. — *Zavrelimyia melanura* 379
3.3. — *Chironomus commutatus* 380

4. — Production 381
4.1. — *Psectrocladius sordidellus* 384
4.2. — *Zavrelimyia melanura* 386

5. — Conclusions et remarques 386

Résumé 390

Summary 394

Zusammenfassung 398

Travaux cités 403

La première partie de ce travail (Laville 1971) nous a permis de préciser la systématique et l'autécologie des Chironomides dans les lacs subalpins et alpins du massif de Néouvielle[1]. Ces données nous permettent, dans une seconde partie, d'approfondir l'étude écologique des lacs de montagne dans deux chapitres consacrés l'un aux communautés, l'autre à la production benthique du lac de Port-Bielh.

1. Les 9 lacs de cette étude ont déjà été définis dans la première partie (page 214); je rappelle les abréviations utilisées ainsi que la situation altitudinale de ces lacs :

I = Lac Inférieur (2 100 m); A = Lac d'Anglade (2 185 m); L = Lac Long (2 238 m); S = Lac Supérieur (2 328 m); GNII = Gourg Nère Inférieur I (2 198 m); GNIII = Gourg Nère Inférieur II (2 202 m); GMN = Gourg Nère Moyen (2 211 m); G = Gourguet (2 219 m); PB = Lac de Port-Bielh (2 285 m).

IV. — LES COMMUNAUTÉS

L'analyse des captures par piégeage a permis de montrer que, pour l'ensemble de la période étudiée, les pièges utilisés avaient fourni une image représentative du peuplement par les Chironomides des différentes stations prospectées. Chacune d'entre elles peut donc être définie par les critères suivants :

— Liste des espèces présentes;
— Densité en individus de chaque espèce au mètre carré;
— Nombre total d'individus (ramené au mètre carré);
— Abondance relative de chaque espèce.

Ces données ont servi de base à l'établissement des groupements caractéristiques de chaque biotope.

1. — MÉTHODE DE DÉTERMINATION DES GROUPEMENTS

Divers indices ou coefficients permettant de comparer des relevés faunistiques ou d'évaluer l'affinité des espèces entre elles ont été proposés. Parmi ceux-ci, les coefficients proposés par Jaccard (1902), Sørensen (1948), Odum (1950), reposent sur le seul critère présence-absence des espèces. De tels coefficients ne tiennent pas compte de la densité des espèces, souvent difficile à estimer, et peuvent amener à surévaluer les espèces peu abondantes.

Par ailleurs, Bonnet (1964 : 148) a pu démontrer que leur utilisation conduit à des résultats identiques pour des situations manifestement différentes.

En comparant, sur n biotopes prospectés, le nombre de présences simultanées d'un couple d'espèces au nombre de cas probables pour une distribution aléatoire de ces espèces, on considère comme non affines deux espèces dont les cas de coexistence sont inférieurs à la probabilité calculée. Indépendamment d'une distribution au hasard, le nombre de présences simultanées peut toutefois correspondre aux seuls milieux prospectés qui, par les conditions qu'ils présentent, sont susceptibles d'héberger les deux populations.

C'est pourquoi de tels indices doivent être utilisés avec beaucoup de circonspection.

Une autre méthode consiste à comparer les biotopes deux à deux en tenant compte de l'importance relative des espèces. L'un des indices utilisés est le pourcentage de similitude de Whittaker (1952), Whittaker et Fairbanks (1958 : 54) dont la formule est la suivante :

$$Ps = 100 - 0{,}5 \Sigma |a_i - b_i|$$

où a_i et b_i représentent l'abondance relative des espèces dans les échantillons A et B. La ressemblance relative en termes d'abondance de la composition faunistique des couples d'échantillons est ainsi mesurée.

Cette méthode n'est pas sans inconvénients. D'une part, elle peut conduire à une surestimation des espèces dominantes. D'autre part, elle masque les différences dans la composition spécifique des peuplements comparés. Par ailleurs, comme pour les autres méthodes, ce pourcentage est fortement influencé par la distribution des échantillons au sein des milieux favorables aux espèces considérées.

Cependant, ce coefficient permet de comparer deux stations sur la base de l'abondance de toutes les espèces présentes. Pour cela, on utilise la somme des abondances relatives minimales des espèces dans les stations prises deux à deux :

$$Ps = \Sigma \min (a, b, c... x)$$

Récemment, Southwood (1966 : 332) a modifié cet indice afin d'évaluer l'affinité des espèces entre elles. Appelé *indice d'association* (Ia), il est calculé par la formule suivante :

$$Ia = 2\left[\frac{Ji}{A + B} - 0{,}5\right]$$

Ji (*joint individuals*) représente le nombre total d'individus des espèces A et B dans les stations où ces deux espèces sont présentes simultanément; A et B figurent le nombre total d'individus des espèces A et B récoltés dans toutes les stations.

Formulé de cette manière, cet indice varie entre — 1 (incompatibité) et + 1 (affinité).

Ce sont ces deux dernières formules que nous avons utilisées, la première pour calculer les pourcentages de similitude (Ps) entre stations, la deuxième pour déterminer l'indice d'association (Ia) entre espèces.

Les résultats de ces calculs ont été reportés sur des diagrammes dans lesquels les stations (*fig.* 21) et les espèces (*fig.* 22) ont été permutées et rangées de telle sorte que les valeurs les plus élevées soient rapprochées de la diagonale. Les lignes de discontinuité ainsi établies permettent de mettre en évidence six groupements de stations auxquels on peut faire correspondre autant de groupements d'espèces.

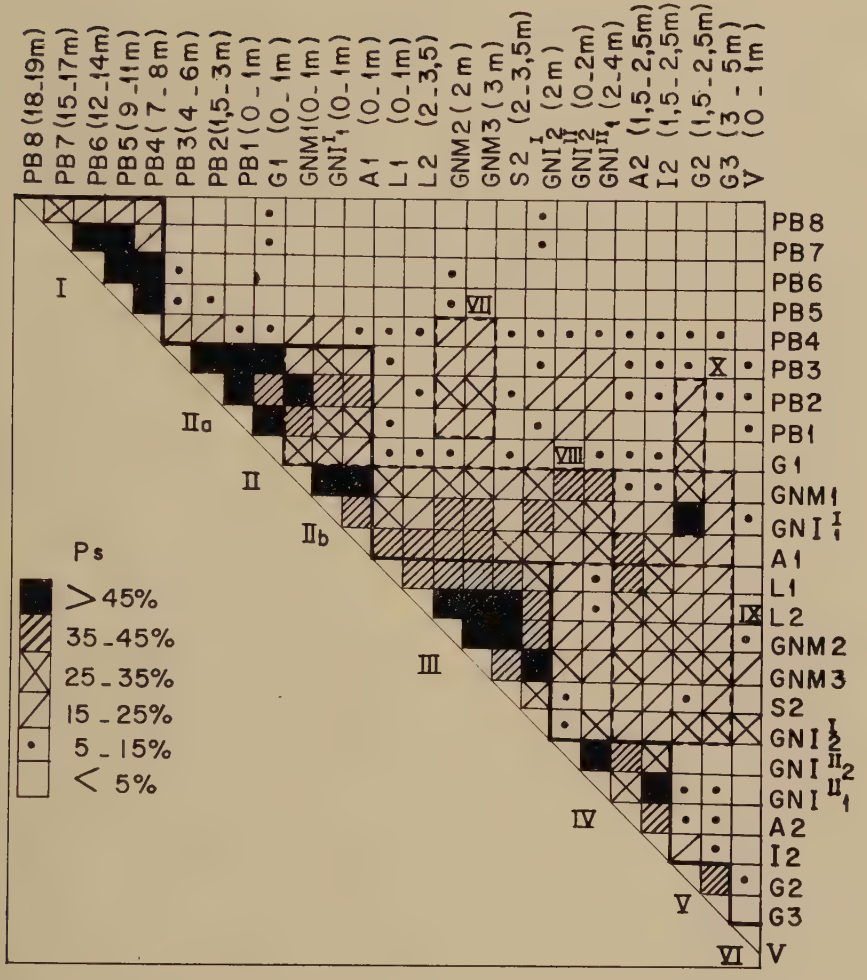


FIG. 21. — Matrice des pourcentages de similitude des communautés de Chironomides dans les différentes stations.

2. — GROUPEMENTS DE STATIONS

2.1. Différents groupements.

Les six groupements de stations reconnus par cette méthode et délimités sur la figure 21 par de grands triangles situés le long de la diagonale, se répartissent de la façon suivante :

— Le groupement I correspond à la zone « littori-profonde » (7-19 m) du lac de Port-Bielh. On peut constater que la zone la plus profonde du lac (18-19 m) présente une certaine individualité qui se traduit par un pourcentage de similitude avec la zone supérieure qui n'est que de 0,28.

— Le groupement II rassemble la zone « littorale » (1-7 m) du lac de Port-Bielh ainsi que les zones littorales (< 1 m) du Gourguet, des Gourgs Nère Moyen et Inférieur I et celle du lac d'Anglade.

On peut déjà noter, qu'à l'exception de ce dernier lac cité, ce groupement correspond à l'ensemble des zones littorales des lacs les plus froids de la série.

— Le groupement III réunit la zone profonde (> 1 m) des Gourgs Nère Moyen et Inférieur I du vallon de Port-Bielh, des lacs Long et Supérieur, les plus élevés du vallon d'Estibère, à laquelle vient s'ajouter la zone littorale du lac Long. Ce groupement correspond à la zone profonde des lacs froids.

— Le groupement IV est composé de la zone « profonde » des lacs dont l'altitude est la moins élevée, comme le lac d'Anglade, le lac Inférieur, le Gourg Nère Inférieur II. Ce groupement réunit les trois lacs les plus chauds de la série.

— Le groupement V individualise la zone profonde (1,5-5 m) du Gourguet.

— Le groupement VI correspond à la station du lac Vert. C'est en fait un milieu intermédiaire qui se distingue par son faciès mi-lotique, mi-lénitique.

Remarques.

La présence de la zone littorale du lac d'Anglade (A_1) au sein du groupement II qui réunit en fait la zone littorale des lacs de la zone alpine peut paraître surprenante, étant donnés la situation altitudinale et le régime thermique de ce lac.

On peut tenter d'expliquer cette anomalie apparente : la position du lac d'Anglade dans le groupement II est essentiellement due à la capture en nombreux exemplaires de *Microtendipes pedellus* var. *lividus* grâce à un piège placé dans la partie méridionale de ce lac. Un autre piège, placé à la même profondeur mais sur la

rive septentrionale, n'a, en revanche, permis de capturer aucun exemplaire de cette espèce. Par ailleurs, la présence dans la zone littorale du lac d'Anglade de *Tanytarsus nemorosus, Tanytarsus holochlorus, Einfeldia dissidens,* espèces dont nous verrons la nette affinité pour le groupement IV, paraît indiquer le caractère intermédiaire du peuplement de cette station.

De nombreuses sources s'écoulant dans une tourbière à sphaignes créent, à leur débouché dans la partie méridionale du lac d'Anglade, des conditions de milieu très particulières en raison de leur température d'une part et des apports exogènes qu'elles entraînent d'autre part. Ainsi s'explique la concentration de *M. pedellus* qu'on ne peut tenir pour caractéristique de l'ensemble de la zone littorale du lac d'Anglade.

Mothes (1971 : 196) a signalé un phénomène identique pour *Microtendipes chloris* (Mg.), espèce voisine de *M. pedellus,* et souligné l'importance du facteur « nourriture » sur la concentration plus ou moins grande de certaines espèces de Chironomides.

La position de la zone littorale du lac Long (L_1) dans le groupement III, qui rassemble la zone profonde des lacs de la zone alpine, doit également être expliquée. Le piège placé en 1967 à la limite du *Sparganium* à — 1 m a permis de mettre en évidence un peuplement voisin de celui de la partie plus profonde qui offre d'ailleurs un substrat vaseux très semblable.

En revanche, deux pièges placés en 1965 moins profondément, et sur un substrat sablo-vaseux, indiquaient un peuplement moins riche où la présence de *Macropelopia goetghebueri, Parakiefferiella coronata, Synorthocladius semivirens,* dénote un caractère plus franchement littoral.

La moyenne réalisée à partir de ces trois pièges a orienté la position de L_1 vers un groupement profond; en fait le peuplement mis en évidence doit être considéré comme intermédiaire entre les deux zones.

Discussion.

Ainsi, les stations prospectées se placent dans des groupements différents en fonction de deux gradients, l'altitude et la profondeur. Ceci est particulièrement net pour les petits lacs :

— Les lacs les plus bas, Anglade et Inférieur d'Estibère, appartiennent à la zone subalpine; le GNI^{II}_2 fait partie de la zone alpine inférieure et présente un peuplement de transition entre les groupements III et IV, sa zone « littorale » (GNI^{II}_1) ne se différenciant de sa zone « profonde » que d'un point de vue quantitatif.

— Les lacs supérieurs appartiennent à la zone alpine (GNI^1, GNM, S) avec, à la limite, L_1 et L_2 dont le peuplement fait la transition entre les groupements III et IV.

Par ailleurs, les zones « littorales » (< 1 m) et « profondes » (> 1 m) de ces lacs se situent dans des groupements distincts. Il en est ainsi des Gourgs Nère Moyen et Inférieur I et du Gourguet.

De même peut-on individualiser la zone profonde du lac de Port-Bielh, le seul dont la profondeur dépasse 5 m.

2.2. Affinités entre les groupements.

L'affinité des six groupements a été testée au moyen du pourcentage de similitude (Ps) en considérant le pourcentage moyen de chaque groupement. De plus, un deuxième pourcentage de similitude fondé sur le seul critère présence-absence a été calculé au moyen de la formule de Jaccard (1902) :

$$\% S = \frac{NC}{(NA + NB) - NC}$$

où NA = nombre d'espèces totales du groupement A;
NB = nombre d'espèces totales du groupement B;
NC = nombre d'espèces communes aux groupements A et B.

Les valeurs ainsi obtenues ont été rassemblées sur le tableau XIV.

Les pourcentages de similitude les plus élevés rapprochent les groupements II, III, IV, c'est-à-dire l'ensemble des lacs peu profonds. Ces groupements présentent deux tiers environ d'espèces communes; leur affinité du point de vue quantitatif est beaucoup moins grande (25 à 33 %).

La zone profonde du Gourguet (Gr. V) présente 50 % d'espèces communes avec chacun des groupements I à IV. Quantitativement le peuplement de ce lac montre de plus fortes affinités avec le groupement II (34,5 %) de même qu'avec le groupement III (23,7 %).

Ces calculs de similitude confirment enfin l'individualité des groupements I et VI.

Si les six groupements étaient nettement séparés, c'est-à-dire s'il existait entre eux d'importantes différences, les pourcentages de similitude seraient tous situés au voisinage de la diagonale. Il n'en est pas ainsi. En effet, les relations mises en évidence entre les groupements apparaissent sous forme de groupes intermédiaires dans des cases de valeurs semblables. Ainsi, la case VII relie entre eux les groupements I, II et III. Les cases VIII et IX assurent essentiellement le lien entre les groupements II, III et IV et, moins nettement avec le groupement V. La case X, enfin, relie les groupements II et V.

De même que celle des groupements, la signification de ces cases pourra être interprétée en termes de composition spécifique.

	I	II	III	IV	V	VI
I		7,8	10,35	4,4	6,25	2,8
II	46,7		26,9	33,9	34,5	15,2
III	40	66		26,3	23,7	6,9
IV	39,5	63	66,7		13,4	1,3
V	50	48,9	46,2	50		6,0
VI	21,9	29,8	27,5	26,3	29	

TABLEAU XIV. — Pourcentages de similitude entre les différents groupements.
En bas calculé au moyen de la formule :

$$\% S = \frac{NC}{(NA + NB) - NC};$$

En haut calculé au moyen de la formule :

$$Ps = 100 - 0{,}5 \Sigma |a_i - b_i|$$

3. — GROUPEMENTS D'ESPÈCES

Sur la figure 22 sont matérialisés par des triangles, situés le long de la diagonale, huit groupements ou communautés d'espèces : A, B, BC, C, D, E, F, G.

De même que dans le cas des stations des groupes de valeur élevée n'ont pu être amenés près de la diagonale; ils correspondent à des espèces communes à deux ou plusieurs groupements. Ces espèces, que nous pouvons d'ores et déjà considérer comme les plus eurytopes sont les suivantes :

Espèces 9 et 23 (correspondant aux cases h, h′, h″) ;

Espèces 25, 22 et 10 (correspondant à la case i) ;

Espèces 2, 44, 1, 30 et 20 (correspondant à la case j et regroupées par ailleurs dans le triangle E) ;

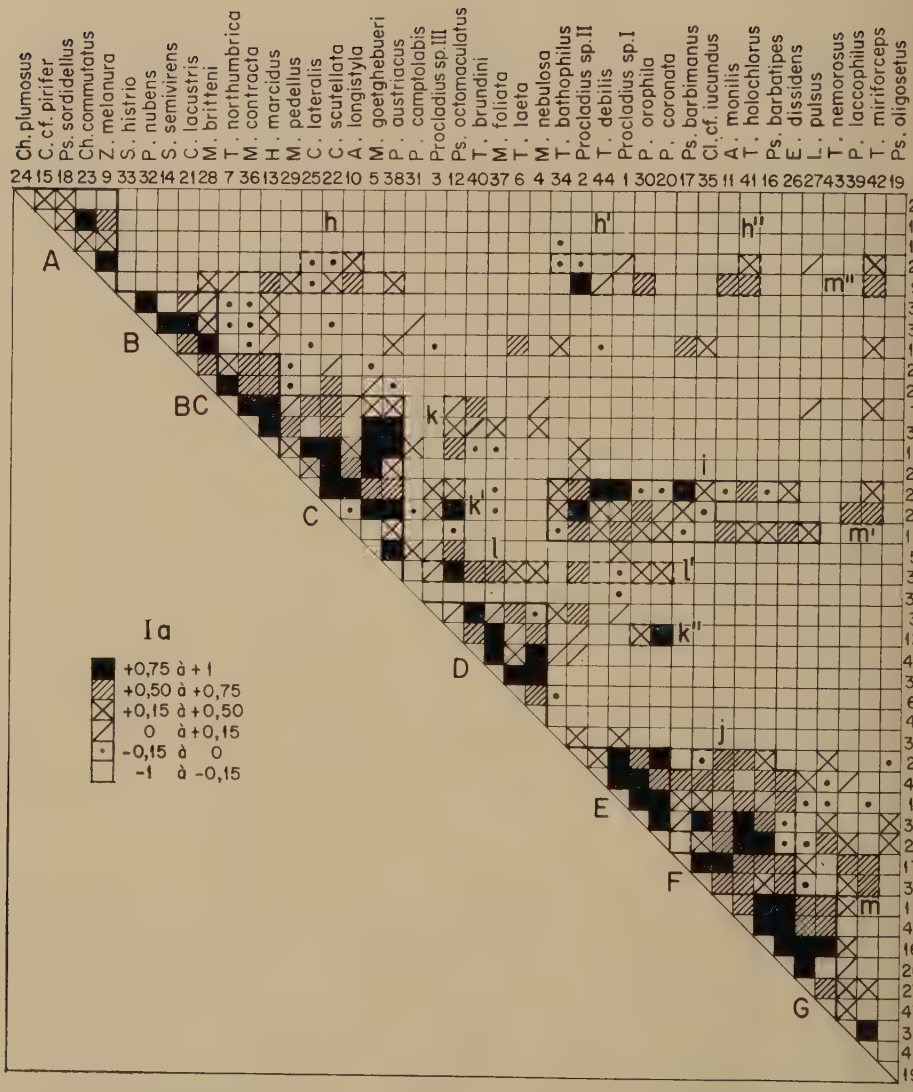


FIG. 22. — Matrice des Indices d'association de 43 espèces de Chironomides les plus fréquents dans les stations prospectées.

et enfin, plus accessoirement, les espèces 12 (cases k, k′ k″); 38 (cases l, l′) et 42 (cases m, m′, m″).

Les triangles A, B et D regroupent chacun cinq espèces, de même que le triangle BC qui unit deux espèces de B à trois espèces de C.

Les triangles D, F, G réunissent chacun six espèces; quatre espèces sont communes à F et G.

Le triangle C, le plus important, ne regroupe pas moins de neuf espèces.

Cinq espèces sur les quarante-trois comprises dans la figure 22 (31, 34, 19, 42 et 39) n'ont pu être insérées dans aucun groupement, souvent par suite de leur faible abondance. Les deux dernières (42 et 39) sont cependant reliées au triangle F par l'intermédiaire de la case m.

Les espèces ubiquistes apparaissent dans les cases intermédiaires. Ce sont des espèces fondamentales et les espèces qui caractérisent l'ensemble de la zone lacustre étudiée, essentiellement les lacs de la zone alpine, représentée par les groupements I, II, III et V.

Nous considérons comme *espèces fondamentales* les espèces qui présentent dans la quasi-totalité des groupements des densités élevées. Elles sont au nombre de six :

(2) *Procladius sp. II,*
(10) *Ablabesmyia longistyla,*
(30) *Pagastiella orophila,*
(44) *Tanytarsus debilis,*

et, à un moindre degré, (20) *Parakiefferiella coronata* et (1) *Procladius sp. I* (fondamentale de la zone « profonde » de tous les petits lacs).

Cinq espèces seulement appartiennent de façon exclusive à des groupements particuliers dont elles peuvent être considérées comme caractéristiques. Ce sont :

— dans le triangle A,
(24) *Chironomus plumosus,*
(15) *Cricotopus pirifer,*
(18) *Psectrocladius sordidellus;*

— dans le triangle B,
(33) *Stictochironomus histrio;*

— dans le triangle BC,
(28) *Microtendipes britteni.*

Afin d'établir le degré d'affinité d'une espèce pour un groupement, il est tenu compte à la fois de sa fréquence et de son abondance dans les différents biotopes. En effet, une espèce fréquente avec

des densités élevées dans un groupement mais rare et peu abondante dans les autres pourra néanmoins être considérée comme espèce caractéristique de ce groupement qui représente son habitat optimum. Cassagnau (1961 : 101) a défini un tel cas comme étant une « adéquation du milieu à l'espèce ».

Quatre espèces qui ont un preferendum marqué pour les groupements II, III et V et qui sont, par ailleurs, rares ou absentes dans les groupements I et IV peuvent, de ce fait, être considérées à la fois comme fondamentales et caractéristiques des lacs de la zone alpine. Ce sont :

(9) *Zavrelimyia melanura,*
(22) *Corynoneura scutellata,*
(23) *Chironomus commutatus,*
(25) *Cryptocladopelma lateralis.*

Les différents groupements d'espèces peuvent être classés de la façon suivante :

— Le triangle A est représentatif du groupement de stations I, c'est-à-dire de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh.

— Trois espèces exclusives ou surtout abondantes, dans la zone « littorale » du lac de Port-Bielh sont individualisées par le triangle B.

— Le triangle intermédiaire BC correspond à cinq espèces particulièrement abondantes dans la zone littorale du lac de Port-Bielh et du Gourguet, les deux lacs les plus froids de la série et caractérisés par trois d'entre elles (7, 36 et 28) :

(7) *Thienemannimyia northumbrica,*
(36) *Micropsecta contracta,*
(13) *Heterotrissocladius marcidus,*
(21) *Corynoneura lacustris,*
(28) *Microtendipes britteni.*

— Le triangle C relie aux espèces 7, 36 et 13 six autres espèces dont l'ensemble représente la communauté du groupement II.

— Le triangle D comprend six espèces fréquentes dans le groupement VI.

— Le triangle E regroupe cinq des six espèces fondamentales.

— Le triangle F correspond au peuplement du groupement III ou groupement de la zone « profonde » des lacs supérieurs.

— Le triangle G matérialise les six espèces importantes du groupement IV défini comme celui de la zone « profonde » des lacs inférieurs.

Ces deux derniers triangles possèdent quatre espèces communes avec chacun deux espèces caractéristiques, 17 et 35 pour le groupement III et 27, 39 pour le groupement IV.

TABLEAU XV. — Densité des Chironomides dans les groupements
(*fig.*

	PB (8)	PB (7)	PB (6)	PB (5)	PB (4)	PB (3)	PB (2)	PB (1)	G_1	GNM_1	GNT I
(24) Ch. plumosus	4	8	10								
(15) C. cf. pirifer		4	116	44	7						
(18) Ps. sordidellus	75	288	732	644	108	1					
(23) Ch. commutatus	8	8	192	175	71		29				
(9) Z. melanura		4	292	270	375	26	8	6	8		
(33) S. histrio						14		4			
(32) P. nubens					2	1		34			
(14) S. semivirens								18	8	4	2
(21) C. lacustris							3	78	1		
(28) M. britteni							28	18	16		1
(7) T. northumbrica					2	142	6	2	200		
(36) M. contracta				1		47	53	112	124	46	
(13) H. marcidus				1	11	102	47	516	164	8	1
(29) M. pedellus					10	24	361	215	212	340	
(25) C. lateralis					35	3	57	32	28	192	56
(22) C. scutellata				1	20	104	182	132	8	8	6
(10) A. longistyla				3	32	70	122	322	16	508	28
(5) M. goetghebueri						6	54	142	48	32	4
(38) P. austriacus					1	22	5	78	100	24	4
(31) P. camptolabis					4		5	4			
(3) Procladius sp III									96	16	8
(12) Ps. octomaculatus								6	52		6
(40) T. brundini						2			28		
(37) M. foliata											
(6) T. laeta											
(4) M. nebulosa									1		
(34) T. bathophilus	476	48	8	4					132		3
(2) Procladius sp II	4		8	4	4	20	59	48	124		4
(44) T. debilis				4	26	6	62	2	12	212	2
(1) Procladius sp I				2						8	
(30) P. orophila				1	4	2	31	6		12	6
(20) P. coronata							1		1	4	4
(17) Ps. barbimanus									28	4	
(35) Cl. cf. iucundus									28	28	1
(11) A. monilis			4	4	25	10	15				
(41) T. holochlorus										6	1
(16) Ps. barbatipes											
(26) E. dissidens										4	
(27) L. pulsus											
(43) T. nemorosus											
(39) P. laccophilus				1		2	4				
(42) T. miriforceps			1	12	6	2	3		24		1
(19) Ps. oligosetus											
Autres espèces :											
Procladius sp.									28		
Z. barbatipes									6	2	
P. olivacea											
O. obtexens										2	
C. sylvestris										2	
C. tricinctus											
C. trifasciatus											
P. albicorne											
N. fuldensis											
Total individus/m2	567	360	1363	1171	743	606	1135	1776	1487	1462	16
Total espèces	5	6	9	16	18	20	21	20	26	21	

de stations déterminés d'après le pourcentage de similitude
21).

1	A_1	L_1	L_2	GNM_2	GNM_3	S_2	GNI^I_2	GNI^{II}_2	GNI^{II}_1	A_2	I_2	G_2	G_3	V	TOTAL
															22
2															173
															1848
			4					20	1			3	4		515
	4	4	4	72	8			28	36		1	8		29	1183
															18
															37
4		4				2									60
		4						1	4						91
2															74
								1	1			4			358
														8	391
2		12					16		1			16		108	1014
8	147	42							4			8			1372
4		76	44	4	36	20	244	64	136			684	88		2237
4	8					89	16		4		1	4	1	22	664
0	196		6	80	112		32	1268	1172	19		8	2		4247
0	2	48		44				4	12			148		9	589
8		44							4		1	32	16	320	695
					8							16	5		42
0				28	108		808	1				44	2	698	1881
4								2	32		4	52	2	125	339
4							4							62	100
4												4		540	548
4		12					4							25	45
4								2						32	39
2					8	200	736	4				24	54		1726
8	144	28	14	16	24		32	12	24	63	412	312	4	6	1410
6	224	360	2374	296	220	3251	668	24	8	179	762	156	180		9262
	12	72	654	76	84	111	220	8	4	60	196	336	1028		2871
0	36	172	403	108	16	306	168	196	12	185	1904				3622
8	60	28	159				4	760	1280	404	3504		4		6257
4		28	185			857			28	25		4	2		1165
2		292	145	20	20	657					91				1293
8	12	216	206		28	4		40		266	69			4	911
2	160	736	3087					228	148	88	9				4474
4	40	4	109			69		372	20	428	20				1066
2		32	182		92	64		148	24	24					572
			28			2		560	8	36					634
	52		4					1		511	235				803
	4					445				4	1				452
12						102	6					4	9		181
	64										28				92
												144			172
		4		16	12							24	4		68
														4	4
														2	2
											4				4
		4													4
														8	8
	4												2		6
92	1169	2292	7608	760	776	6179	2958	3744	2963	2292	7242	2035	1406	2002	
28	17	22	17	11	14	15	14	22	22	14	17	22	17	17	

Le peuplement de la zone profonde du Gourguet (groupement V) n'a pas d'individualité spécifique propre. Il est en effet composé essentiellement par des espèces fondamentales (1, 2, 44) ou caractéristiques des lacs de la zone alpine (25), ces quatre espècese formant 82 % de la population chironomidienne de ce lac.

— La case VII relie les groupements I, II et III par l'intermédiaire des espèces 9 et 23 (cases h, h′, h″).

— Les cases VIII et IX joignent les groupements II, III, IV, V par l'intermédiaire des six espèces fondamentales (2, 44, 1, 30, 20, 10), et de deux espèces caractéristiques des lacs alpins (25, 22).

— La case X matérialise le lien existant entre les groupements II et V essentiellement grâce aux espèces 12 et 18 qui se révèlent aussi des formes dominantes du groupement VI.

Les groupements ainsi définis ont permis de construire un tableau à double entrée dans lequel les stations et les espèces ont été rangées d'après leur niveau d'affinité. Ce tableau (Tableau XV) sert de fondement à l'analyse des groupements.

4. — ANALYSE DES GROUPEMENTS

Chaque groupement est caractérisé par les facteurs propres aux différents milieux prospectés (composantes écologiques) et les critères de fréquence et d'abondance des espèces (composantes spécifiques).

1° Les composantes écologiques.

Dans le développement qui suit, les caractéristiques générales des stations, c'est-à-dire l'ensemble des paramètres abiotiques susceptibles d'influencer la répartition et la distribution des Chironomides, sont brièvement rappelées, leur étude ayant fait l'objet d'une note introductive (Capblancq et Laville 1968). Les différents facteurs retenus sont : l'altitude, la profondeur, la température, la végétation, la concentration en oxygène, le pH.

Il ne faut cependant pas perdre de vue que les Chironomides, animaux hétérotopes, ont une durée de vie larvaire benthique de 60 à 200 fois plus longue que la durée de vie imaginable aérienne (Thienemann 1954 : 294). Aussi l'importance du substrat, en tant que facteur écologique, a-t-elle été déjà soulignée depuis longtemps et notamment par Wene (1940). Cet auteur a fait remarquer que la texture et la nature chimique (matière organique) des sédiments régissent de façon notable l'abondance des Chironomides. Pour leur part, Iyengar, Davies et Kleerekoper (1963 : 308) démontrent l'influence du Carbone organique total et, à un degré moindre, de

l'Azote total contenus dans le sédiment sur la croissance, la multiplication et la composition chimique des larves de Chironomides.

Nous avons rassemblé dans le tableau XVI les résultats d'analyses effectuées sur les sédiments des lacs prospectés.

a. — *Granulométrie.*

La vase qui constitue la zone « profonde » de tous les lacs présente une texture sensiblement identique. Ses proportions entre les divers éléments varient autour des valeurs moyennes suivantes :

Sables (40 - 70 %)	sable grossier	(1 -0,2 mm)	36 %
	sable fin	(0,2 -0,05 mm)	14 %
	limon grossier	(0,05-0,02 mm)	3 %
Poudres (30 - 60 %)	limon fin	(< 0,02 mm)	39 %

La zone « littorale » des lacs est beaucoup plus hétérogène; elle se caractérise :

— soit par une végétation macrophytique abondante (lac Inférieur, lac d'Anglade, partie occidentale du lac Long), (Capblancq et Laville 1968 : 286-289);

— soit par de gros blocs granitiques recouverts, par endroits, d'une mince pellicule de vase fine. Entre ces blocs, on peut rencontrer des zones d'accumulation de cailloux, de sable grossier et de vase riche en débris organiques d'origine exogène.

b. — *Composition chimique.*

Parmi les éléments minéraux, le calcium a été envisagé par certains auteurs (Hansen 1959, 1961; Rybak 1969 : 621-650) comme un indicateur éventuel du degré de trophie. Les teneurs en Ca^{++} des sédiments étudiés varient dans la gamme des valeurs définies par Rybak comme caractéristiques des lacs oligotrophes. Cependant il convient de remarquer avec cet auteur que la relation entre la teneur en Ca^{++} et le degré de trophie des lacs est mal établie. Les variations entre les différents lacs sont également faibles pour les autres éléments minéraux analysés.

On peut évaluer la quantité de matière organique des sédiments par la méthode courante de la « perte au feu »; la teneur en C est proportionnelle à la quantité de matière organique (coefficient moyen généralement adopté : C = 50 % mat. org.). Mais ce procédé pratique est peu précis. Aussi avons-nous dosé directement le Carbone organique par la méthode Anne (Duchaufour 1960 : 382).

Un constituant important de la matière organique est l'Azote. La quantité d'Azote, évaluée par la méthode de Kjeldahl (Brajnikov, Francis-Bœuf et Romanovsky 1943 : 41) et exprimée par rapport à la quantité de Carbone (rapport C/N), permet de caractériser la

	Date	Prof. en m	% Mat. Org.	% C	% N	C/N	% Ca total	% Bases (Ca, Mg, K, Na)	% P. total	% Fe total	NO_3 ppm (N)	Carbonates	‰ Sulfates
Lac Inférieur	22/8	1	36	16,82	1,44	11,68	0,49	2,94	0,056	1,29	2	tr	—
	30/9	4,5	42	23,55	1,27	18,54	2,55	5,09	0,053	2,52	26	tr	0,50
Lac d'Anglade	22/8	0,7	48	22,91	1,93	11,87	1,48	4,29	0,079	2,00	—	tr	—
	30/9	2,5	50	24,05	1,64	14,66	1,56	4,08	0,057	1,78	10	tr	0,26
Lac Long	22/8	1	34	17,43	1,40	12,45	0,34	2,16	0,024	1,79	8	tr	—
	30/9	0,4	46	27,06	1,05	25,77	2,23	5,38	0,049	1,84	18	tr	0,32
	30/9	1,5	44	22,75	2,04	11,15	1,42	2,73	0,069	1,16	16	tr	0,26
Lac Supérieur	22/8	1	30	12,50	1,35	9,25	1,03	2,39	0,051	2,58	14	tr	—
	30/9	2	40	15,68	1,47	10,67	1,29	3,05	0,063	1,26	9	tr	0,37
Gourg Nère Inf. II	7/8	1,5	38	17,93	1,75	10,25	0,95	2,70	0,055	2,24	—	tr	—
	2/10	1,2	30	13,47	1,25	10,78	0,89	3,13	0,052	1,68	9	tr	—
	29/8	4,5	38	18,57	1,83	10,15	1,25	3,02	0,066	1,52	12	tr	—
Gourg Nère Inf. I	21/8	1,5	20	7,77	0,80	9,71	1,10	5,34	0,074	1,95	10	tr	—
	1/10	1	34	13,96	1,2	11,63	1,25	4,25	0,038	2,22	45	tr	0,28
Gourg Nère Moyen	21/8	0,8	28	13,13	1,4	9,38	1,79	4,96	0,093	2,20	8	tr	—
	1/10	1,2	20	15,56	1,4	11,11	0,89	3,79	0,061	2,06	10	tr	0,41
Gourguet	21/8	1,8	24	8,45	0,92	9,08	1,18	3,72	0,041	1,31	12	tr	—
	21/8	3,5	22	7,42	0,90	8,24	0,30	2,15	0,042	1,10	6	tr	—
	2/10	2	34	8,50	0,93	9,12	1,50	4,08	0,060	1,52	8,5	tr	0,26
Lac de Port-Bielh	21/8	9	22	6,99	1	6,99	0,57	2,26	0,045	1,88	tr	—	—
	8/8	10	22	7,55	1	7,55	0,45	1,73	0,072	1,43	14	—	—
	21/8	16	24	8,43	1,02	8,26	0,61	3,18	0,068	1,79	14	—	—
	8/8	19	22	7,57	0,88	8,60	0,76	3,65	0,069	1,48	tr	—	—
	1/10	3	33	12,91	1,18	10,94	0,89	4,92	0,068	3,42	7,7	tr	1,08
	1/10	10	34	11,93	1,36	8,77	1,35	3,80	0,070	1,78	9	tr	0,81
	2/10	13	36	13,78	1,41	9,77	1,11	2,88	0,062	1,84	5	tr	0,63
	2/10	19	26	9,47	1,04	9,10	0,98	2,37	0,066	1,10	3,2	tr	0,67

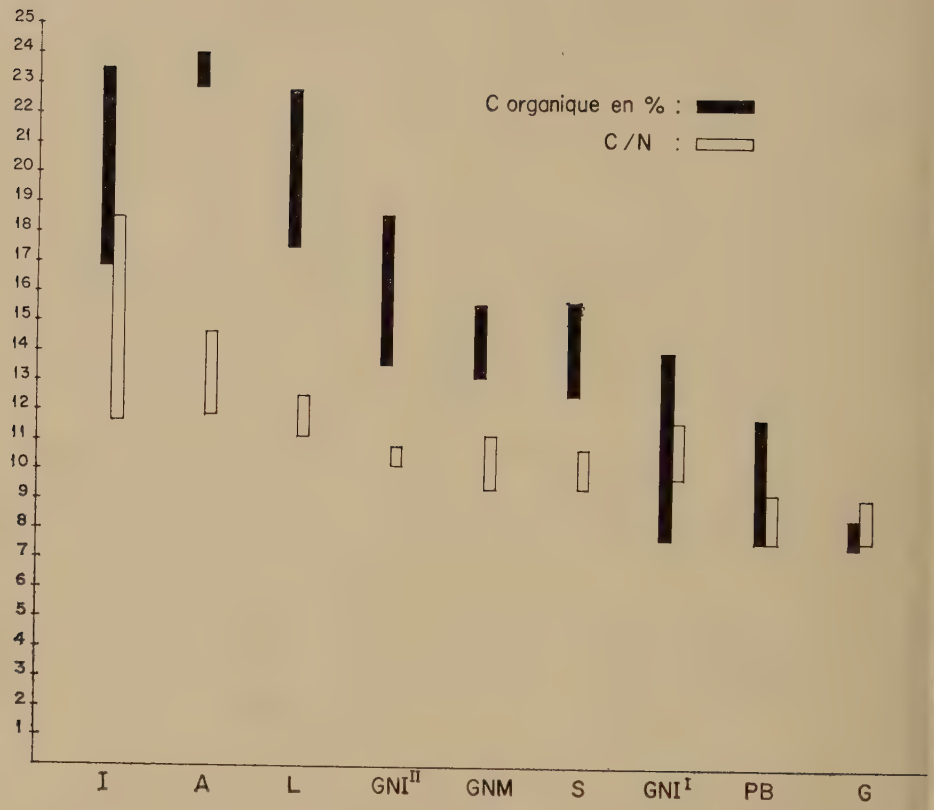


FIG. 23. — Amplitudes des teneurs du Carbone organique et du rapport C/N dans le sédiment de neuf lacs du Néouvielle au cours de l'été (valeurs minimales : dosages d'août ; valeurs maximales : dosages d'octobre).

matière organique des sédiments. Les résultats de ces dosages sont résumés dans la figure 23.

Les teneurs en matière organique des sédiments sont comprises entre 20 et 50 %. Ces valeurs sont relativement élevées lorsqu'on les compare à celles qui sont indiquées pour les lacs oligotrophes par STANGENBERG (1949 : 427; M.O. = 16 — 25 %) et RYBAK (loc. cit. 618; M.O. = 20 %).

Le rapport C/N varie dans le même sens que la teneur en Carbone organique. Voisin de 10 en moyenne, il peut atteindre des valeurs plus élevées, notamment, dans la fosse du lac Inférieur (18, 33) ou dans la zone des *Sparganium* du lac Long (25, 77). Ces valeurs peuvent s'expliquer par l'importance des produits de dégradation de la tourbe amenés par les sources sous lacustres dans le lac

Inférieur, ou par des apports exogènes entraînés par un affluent dans cette partie du lac Long conférant au sédiment une teinte brune.

La quantité de matière organique et la valeur du rapport C/N diminuent en même temps qu'on s'élève en altitude. Il convient de remarquer que cette variation coïncide avec la modification du bassin versant des lacs et avec leur régime thermique. Les valeurs sont élevées dans les lacs les plus bas, situés en forêt et plus chauds; elles sont faibles dans les lacs les plus hauts situés en prairie subalpine et plus froids (*fig.* 23). Il faut remarquer, d'autre part, que pour tous les lacs ces valeurs augmentent régulièrement au cours de l'été. La teneur en C et le rapport C/N sont plus élevés à la fin du mois de septembre que pendant le mois d'août.

2° Les composantes spécifiques.

— Le critère de fréquence, à l'instar de Décamps (1967 : 437), conduit à définir comme *espèces constantes* les espèces présentes dans plus de la moitié des stations qui constituent le groupement; les *espèces accessoires* sont présentes dans moins de la moitié, mais dans plus de 25 % des stations d'un même groupement; les *espèces accidentelles* apparaissent dans moins de 25 % des stations.

— Le critère d'abondance amène à définir par ailleurs (Laville, 1971 : 305-308) comme *espèces dominantes*, les espèces dont l'abondance relative dans le groupement est supérieure ou égale à 10 %; les *espèces secondaires* représentent entre 2 et 10 % du peuplement total; le pourcentage des *espèces rares* est toujours inférieur à 2 % de l'ensemble du peuplement.

4.1. — Groupement I.

Le groupement I réunit plusieurs niveaux successifs de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh où les différences de peuplement sont moins qualitatives que quantitatives. Seul lac prospecté dont la profondeur dépasse 5 m, le lac de Port-Bielh présente une communauté bien individualisée au sein des autres groupements.

4.1.1. — Composantes écologiques.

Altitude : 2 285 m; profondeur 7 à 19 m; végétation : prairie à *Nitella flexilis;* gelé sept mois par an; régime thermique froid ($t° \leqslant 12$ °C); déficit en O^2 pendant la stagnation hivernale, déficit qui augmente progressivement entre 12 m et 19 m où la teneur

en 0^2 devient inférieure à 3 mg/l; formation d'H_2S et de NH_4^+; pH = 7-7,5 (hiver); 7,5-9,5 (été).

Sédiments : matière organique = 26 %; C = 9,4 %; N = 1,1 %; C/N = 8,55.

4.1.2. — Composantes spécifiques.

Sur vingt-deux espèces récoltées, quinze sont rares et pour la plupart accidentelles : elles font partie de la biocénose littorale et ne descendent généralement pas au-dessous de 13 m de profondeur; en fait, elles assurent la transition entre la biocénose littorale et la biocénose profonde. Sept de ces espèces peuvent cependant être considérées comme accessoires de la biocénose profonde : *Ablabesmyia longistyla, A. monilis, Heterotrissocladius marcidus, Corynoneura scutellata, Pagastiella orophila, Tanytarsus miriforceps, T. debilis.*

Sept espèces, en fait, peuvent normalement vivre dans ce milieu où on assiste à une simplification de la biocénose, liée aux conditions écologiques extrêmes (basses températures et fort déficit en oxygène six à sept mois par an).

Trois espèces, *Psectrocladius sordidellus, Cricotopus pirifer, Chironomus plumosus,* sont exclusives de ce groupement.

Cinq espèces constituent à elles seules 94 % du peuplement : quatre d'entre elles sont dominantes, *Psectrocladius sordidellus* (44 %), *Zavrelimyia melanura* (22,4 %), *Tanytarsus bathophilus* (12,8 %), *Chironomus commutatus* (10,8 %), la cinquième, *Cricotopus pirifer,* est une espèce secondaire (4,05 %).

Procladius sp II, forme eurybathe, et *Chironomus plumosus,* forme sténobathe, quoique constantes, sont deux espèces rares de la communauté.

Si les composantes écologiques jouent un rôle prépondérant dans la simplicité de cette biocénose, il convient de tenir compte également de l'autécologie des espèces qui composent cette communauté afin de comprendre la nature du groupement I.

Cette communauté compte deux espèces eurytopes *Psectrocladius sordidellus* et *Chironomus plumosus.* Ces deux espèces, dont la première vit aussi bien en montagne qu'en plaine et dans les milieux saumâtres du sud de l'Espagne, peuvent être considérées comme eurythermes et euroxybiontes.

Tanytarsus bathophilus, forme sténobathe des lacs oligotrophes du nord de l'Allemagne (Reiss et Fittkau 1971 : 126), fréquente la zone profonde des petits lacs froids (G, S, GNI[1]). Dans le lac de Port-Bielh, elle n'apparaît que vers 11 m de profondeur pour atteindre son plus grand développement à 18 - 19 m où le déficit

en oxygène est le plus marqué. *T. bathophilus* est donc sténotherme et vraisemblablement euroxybionte.

Cricotopus pirifer, inféodé à cette communauté profonde, paraît avoir une aire de répartition qui coïncide avec l'aire de distribution des *Nitella* (maximum vers 10 - 14 m) ; son écologie reste cependant à préciser.

Zavrelimyia melanura est une espèce sténotherme d'eau froide; elle est absente des deux lacs les plus chauds du vallon d'Estibère (A, I). Elle est considérée comme crénophile, voire crénobionte en Europe moyenne. Sa densité, de même que celle de *Chironomus commutatus*, diminue fortement au-dessous de —14 m.

Ch. commutatus paraît davantage eurytherme; il a été, en effet, récolté au Gourg Nère Inférieur II. Toutefois il peut être considéré comme moins euroxybionte que *Chironomus plumosus* qui peut descendre jusqu'à —19 m, profondeur où le déficit hivernal en oxygène est le plus prolongé.

Les travaux de Walshe (1947, 1950) ont montré que les larves de *Ch. plumosus*, grâce à leur hémoglobine, font partie des rares formes aquatiques capables de s'adapter à un déficit important et prolongé en oxygène. Cette particularité leur permet de vivre dans les lacs privés d'oxygène pendant de longues périodes comme c'est le cas, pour les lacs de haute montagne en hiver et, en été, pour la zone profonde des lacs eutrophes.

En résumé, le groupement I est caractérisé par la coexistence dans le même biotope de formes sténothermes froides telles *Zavrelimyia melanura* et *Tanytarsus bathophilus* et de formes eurythermes et euroxybiontes telles *Psectrocladius sordidellus*, *Chironomus plumosus* et *Chironomus commutatus*.

Ceci rejoint une observation de Lundbeck (1936 : 295) qui notait la coexistence, dans les lacs de haute montagne des Alpes, de formes sténothermes et eurythermes.

En ce sens, l'association *Chironomus commutatus - Tanytarsus bathophilus*, qui traduit cette dualité, nous semble la plus caractéristique du groupement I.

Elle est remplacée dans la zone plus profonde (17 - 19 m) par l'association insolite *Chironomus plumosus - Tanytarsus bathophilus*, sur laquelle nous reviendrons plus loin.

4.2. — **Groupement II.**

Sept stations correspondent à ce groupement. Il s'agit des trois niveaux supérieurs du lac de Port-Bielh et de la zone « littorale » des trois lacs les plus froids du vallon de Port-Bielh (Gourguet, Gourg Nère Moyen, Gourg Nère Inférieur I), ainsi que de celle

du lac d'Anglade dont la présence assez inattendue dans ce groupement a été expliquée précédemment. L'absence dans son peuplement des Chironomides caractéristiques du groupement nous incite à le tenir à l'écart de cette analyse.

4.2.1. — Composantes écologiques.

Altitude $\geqslant$ 2 198 m; zone « littorale » ($p < 1$ m) des lacs de la zone alpine; pratiquement sans végétation; la période de gel dure environ sept mois; régime thermique froid (t° max. : 14°-15 °C pendant un mois seulement); zone emprisonnée par la glace pendant au moins quatre mois : pas de déficit en oxygène pendant l'hiver; pH : 7,5-8,5 (pendant l'été).

Sédiments : Matière organique = 32 %; C = 13,3 %; N = 1,26 %; C/N = 10,55.

4.2.2. — Composantes spécifiques.

Avec quarante-quatre espèces recensées, c'est le plus diversifié des groupements. Trois espèces sont caractéristiques : (28) *Microtendipes britteni,* (36) *Micropsectra contracta,* (7) *Thienemannimyia northumbrica.* Cette dernière espèce, uniquement récoltée au lac de Port-Bielh et au Gourguet, permet de distinguer le sous-groupement IIa dans la figure 21.

Il s'agit de trois formes sténothermes d'eau froide : *M. britteni,* rhéobionte à plus basse altitude, vit dans une rivière des Mittelgebirge vers 600 m (Dittmar 1955 : 472); *M. contracta* caractérise la zone profonde des lacs oligotrophes en bordure de la chaîne alpine (Reiss 1968 : 274); *T. northumbrica* n'est jusqu'à présent connue qu'en faciès lénitique, mais il serait étonnant qu'on ne la rencontre pas également en faciès lotique, tout comme la plupart des espèces européennes du genre réputées pour être à la fois polyoxybiontes, rhéophiles et psychrosténothermes dans les Mittelgebirge (Fittkau 1962 : 165).

La diversité de la communauté retentit sur l'abondance relative de chaque espèce de sorte que, pour désigner les espèces dominantes, nous devons abaisser le seuil de fréquence primitivement choisi de 10 % à 8 %.

Quatre espèces sont ainsi dominantes et constantes :

(10) *Ablabesmyia longistyla* (16,24 %),
(13) *Heterotrissocladius marcidus* (9,10 %),
(25) *Cryptocladopelma lateralis* (9,39 %),
(44) *Tanytarsus debilis* (8,09 %).

Six espèces sont secondaires et constantes; quatre (5, 22, 36, 38) présentent dans ce groupement leur plus forte fréquence :

(2) *Procladius sp II* (4,75 %),
(3) *Procladius sp III* (2,06 %),
(5) *Macropelopia goetghebueri* (3,47 %),
(22) *Corynoneura scutellata* (5,42 %),
(36) *Micropsectra contracta* (4,10 %),
(38) *Paratanytarsus austriacus* (2,97 %).

Trois espèces fondamentales, *A. longistyla, T. debilis, Procladius sp II* et une espèce fondamentale des lacs de la zone alpine, *C. lateralis*, constituent une part importante (38,47 %) de cette communauté.

Neuf espèces y sont constantes mais rares : *Zavrelimyia melanura, Synorthocladius semivirens, Parakiefferiella coronata, Psectrocladius barbimanus, Psectrocladius octomaculatus, Pagastiella orophila, Cladotanytarsus* cf. *iucundus, Tanytarsus miriforceps, Tanytarsus brundini.*

Six espèces enfin sont à la fois rares et accessoires : *Macropelopia nebulosa, Ablabesmyia monilis, Corynoneura lacustris, Einfeldia dissidens, Tanytarsus bathophilus, Tanytarsus holochlorus.*

Si l'on excepte les espèces accidentelles, cette communauté ne comprend plus que vingt-huit espèces de Chironomides.

Pour caractériser la zone « littorale » des lacs de la zone alpine, notre choix s'est porté sur des espèces essentiellement lénitiques et sténothermes d'eau froide. Elles présentent dans ce groupement leur fréquence la plus importante. Il s'agit d'une forme dominante : *Heterotrissocladius marcidus* et de trois formes secondaires : *Micropsectra contracta, Corynoneura scutellata* et *Paratanytarsus austriacus.*

Ainsi la zone littorale froide et bien oxygénée des lacs pyrénéens de la zone alpine est-elle caractérisée par une biocénose à *Micropsectra contracta* et *Heterotrissocladius marcidus* avec comme espèces compagnes *Paratanytarsus austriacus* et *Coryneura scutellata.*

4.3. — **Groupement III.**

Il regroupe la zone profonde (> 1 m) de quatre lacs situés dans la zone alpine, ceux qui se réchauffent le moins (L, GNM, S, GNI[1]).

4.3.1. — Composantes écologiques.

Altitude ⩾ 2 198 m; p = 1 à 3,6 m; zone à *Potamogeton praelongus* (L, S); la période de gel dure environ sept mois; régime

thermique froid (t° max. : 15 °C pendant un mois environ) ; déficit en oxygène pendant l'hiver; pH = 7,5 - 8,5 (pendant l'été).

Sédiments : Matière organique = 32 % ; C = 15,66 % ; N = 1,39 % ; C/N = 11,26.

4.3.2. — Composantes spécifiques.

Trente-quatre espèces apparaissent dans ce groupement, au demeurant moins diversifié que le précédent; treize sont communes avec le groupement IV. Seule, l'analyse quantitative permet la différenciation de ces deux groupements.

Une espèce fondamentale, *Tanytarsus debilis*, domine nettement puisqu'elle représente à elle seule plus du tiers du peuplement (34,93 %). La prédominance de ce *Tanytarsus* relègue neuf espèces, pourtant constantes et bien représentées dans le groupement, au rang d'espèces secondaires.

(1) *Procladius sp I* (5,93 %),
*(3) *Procladius sp III* (4,59 %),
(11) *Ablabesmyia monilis* (2,21 %),
*(17) *Psectrocladius barbimanus* (5,21 %),
(25) *Cryptocladopelma lateralis* (2,07 %),
*(26) *Einfeldia dissidens* (1,80 %),
(30) *Pagastiella orophila* (5,72 %),
(34) *Tanytarsus bathophilus* (4,60 %),
*(35) *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* (5,52 %).

Les quatre espèces précédées d'un astérisque offrent dans ce groupement leur fréquence la plus forte; deux d'entre elles peuvent de ce fait être considérées comme caractéristiques : *Psectrocladius barbimanus* et *Cladotanytarsus* cf. *iucundus*. Il s'agit vraisemblablement de deux espèces psychrosténothermes avec, du moins en Europe, une répartition boréoalpine.

Quatre autres espèces, constantes et rares, ne forment qu'une très petite part du peuplement (2,61 %) :

(9) *Zavrelimyia melanura* (0,43 %),
Zavrelimyia barbatipes (0,23 %),
(10) *Ablabesmyia longistyla* (1,12 %),
(16) *Psectrocladius barbatipes* (0,83 %).

Tanytarsus holochlorus, uniquement récolté au lac Long avec une très forte densité, ne peut pas être retenu comme espèce dominante du groupement. mais laisse entrevoir la position intermédiaire de ce lac entre les groupements III et IV.

Paratanytarsus laccophilus n'a été récolté qu'en une seule station, au lac Supérieur, et ne peut de ce fait être considérée que comme une espèce accidentelle du groupement.

Quatre espèces accessoires, mais rares, complètent la communauté :

(20) *Parakiefferiella coronata* (0,93 %),
(22) *Corynoneura scutellata* (0,51 %),
(27) *Limnochironomus pulsus* (0,15 %),
(42) *Tanytarsus miriforceps* (0,52 %).

Au total, dix-huit espèces forment la biocénose essentielle de ce groupement que l'on peut définir par l'association *Psectrocladius barbimanus - Cladotanytarsus cf. iucundus* avec *Tanytarsus bathophilus* comme espèce compagne.

4.4. — **Groupement IV.**

Il réunit la zone « profonde » des deux lacs subalpins (I, A) du vallon d'Estibère et le lac le plus chaud du vallon de l'Oule (GNI^{II}).

4.4.1. — Composantes écologiques.

Altitude $\leqslant$ 2 200 m; p = 1 à 4,6 m; la période de gel dure environ 6 mois; t° max. : 17° - 18 °C (fin juillet - début septembre); léger déficit en O_2 pendant l'hiver; pH : 7,5 - 8,3 (I, A); 8,1 - 9,1 (GNI^{II}).

Sédiments : Matière organique = 40 %; C organique = 19,34; N = 1,66; C/N = 11,65.

4.4.2. — Composantes spécifiques.

Trente et une espèces apparaissent dans ce groupement. Trois espèces fondamentales constituent près de 70 % du peuplement :

(10) *Ablabesmyia longistyla* (15,13 %),
(20) *Parakiefferiella coronata* (36,60 %),
(30) *Pagastiella orophila* (14,14 %).

C'est parmi les formes secondaires et constantes que se trouvent les trois espèces caractéristiques : (27) *Limnochironomus pulsus* 3,72 %) et (39) *Tanytarsus nemorosus* (4,60 %), qui sont quasi exclusives du groupement et (16) *Psectrocladius barbatipes* (5,18 %) qui domine nettement dans ce groupement. *L. pulsus* et *T. nemorosus*, deux espèces européennes de basse altitude ou de plaine, sont absentes des régions arctiques. Elles semblent atteindre dans

ces lacs leur limite altitudinale (une petite population, 4-28 ind./m², subsiste au lac Long qui coïncide avec la limite forestière).

La dominance de *Ps. barbatipes* dans ce groupement indique que cette espèce est moins sténotherme que sa vicariante *Psectrocladius barbimanus* qui caractérise le groupement précédent. Cela nous incite à considérer la répartition boréoalpine actuelle de *Ps. barbatipes* comme provisoire.

Quatre espèces, dont trois fondamentales, sont constantes et secondaires :

(2) *Procladius sp II* (3,15 %),
(11) *Ablabesmyia monilis* (2,30 %),
(41) *Tanytarsus holochlorus* (2,91 %),
(44) *Tanytarsus debilis* (6,0 %).

Les espèces secondaires représentent à elles sept, près de 28 % du peuplement où quatre espèces, également constantes, sont rares :

(9) *Zavrelimyia melanura* (0,40 %),
(12) *Psectrocladius octomaculatus* (0,23 %),
(17) *Psectrocladius barbimanus* (0,33 %),
(26) *Einfeldia dissidens* (1,20 %).

Au total, si l'on ne tient pas compte des formes rares et accidentelles, le groupement se limite à quatorze espèces et apparaît encore moins diversifié que le groupement précédent où nous en avons dénombré dix-huit.

Ce groupement de la zone « profonde » des lacs subalpins peut être défini par l'association : *Tanytarsus nemorosus - Psectrocladius barbatipes* avec *Limnochironomus pulsus* var. *objectans* comme espèce compagne.

4.5. — **Remarques.**

Le peuplement de la zone profonde du Gourguet, de même que celui du lac Vert, respectivement matérialisés par les triangles V et VI sur la figure 21, n'ont pu être rattachés aux communautés des autres groupements.

La prédominance dans la zone profonde du Gourguet de deux espèces de *Procladius* (50 %) individualise son peuplement qui n'a pu être assimilé à aucun autre. Son pourcentage de similitude le plus élevé le rapproche des groupements II (34,5 %) et III (23,7 %) (Tableau XIV).

Le lac Vert, pour sa part, se caractérise par son faciès mi-lotique mi-lénitique où on a pu récolter un mélange d'espèces à caractère rhéophile et limnophile. Ce peuplement ne permet pas de considé-

rer ce lac comme un milieu franchement lacustre mais plutôt comme un lac-source; son pourcentage de similitude le plus fort le rapproche des milieux froids du groupement II (15,24 %), par l'intermédiaire d'espèces rhéophiles communes.

Si on considère les Chironomides constants dans chacun des groupements II à IV on observe une augmentation du nombre des espèces depuis le groupement IV (14) jusqu'au groupement II (28) en passant par le groupement III (18). Les lacs inférieurs marquent la limite altitudinale de plusieurs espèces : les espèces de plaine s'y raréfient et les espèces sténothermes d'eau froide également, par suite d'un régime thermique trop chaud pendant les deux mois d'été (t° : 17° - 18 °C). Les lacs supérieurs, par contre, abritent des espèces sténothermes en plus grand nombre; des formes rhéophiles s'y ajoutent dans la zone littorale (Gr. II) et tout ceci entraîne un accroissement de la diversité spécifique du peuplement.

5. — RÉPARTITION DES TANYTARSUS

Les *Tanytarsini* sont généralement abondants dans les lacs d'altitude. C'est ainsi que, aux lacs Long et Supérieur, leur densité, de l'ordre de 4 500 à 5 500 émergences/m², peut représenter jusqu'à 75 % du peuplement chironomidien. Au total, six espèces du genre *Tanytarsus s. l.* peuplent les neuf lacs que nous avons étudiés.

Une étude comparative de la distribution des espèces de ce genre nous a paru intéressante. Elle concerne plus précisément la zone « profonde » des lacs, plus stable, dont le substrat est particulièrement propice à l'établissement de ces formes à fourreaux.

Pour cette analyse, nous avons calculé le pourcentage respectif de chaque *Tanytarsus* par rapport à l'ensemble des *Tanytarsini* de chaque lac (Tableau XVII).

Une espèce fondamentale, *Tanytarsus debilis*, colonise densément les huit lacs où, si l'on excepte une fréquence moindre dans le Gourg Nère Inférieur II et le lac de Port-Bielh, elle représente entre 33 % et 91,5 % des *Tanytarsini*. Chacun d'entre eux peut être défini par un ou plusieurs *Tanytarsus*, et l'on constate que le classement ainsi établi constitue une série continue.

Nous envisagerons séparément les lacs du vallon d'Estibère et ceux du vallon de Port-Bielh.

5.1. — **Les lacs du vallon d'Estibère.**

Une sériation très nette apparaît dans les quatre lacs du vallon d'Estibère. Elle s'établit en suivant le gradient altitudinal. Ce dernier

TABLEAU XVII. — Etude comparée du peuplement en *Tanytarsus* dans les lacs du massif de Néouvielle.

	Alt. (m)	T° max. (C)	% Tanytarsini	T. debilis	T. nemorosus	T. holochlorus	T. iucundus	T. bathophilus	T. miriforceps
Lac Inférieur	2 100	18	15	68,8	21,8	0,8	8,2		
Lac d'Anglade	2 175	17	34,1	33	46	20,2			
Gourg Nère Inf. II	2 200	17	6,7	7,8	0,5	91,7			
Lac Long	2 238	16	73,7	42,3	0,1	55	2,6		
Gourg Nère Moyen	2 211	15	37,2	91,5			7,1	1,4	
Lac Supérieur	2 325	15	75,4	69,8			14,1	4,3	2,2
Gourguet	2 219	14	14,5	68,3				15,9	2,4
Gourg Nère Inf. I	2 198	15	47,8	47				51,9	0,8
Lac de Port-Bielh (8 - 19 m)	2 285	13	14	5,6				91,3	3,1

coïncide avec le gradient thermique, mais aussi avec le degré d'évolution des lacs qui se traduit par l'augmentation des macrophytes aux altitudes les plus faibles.

Tanytarsus nemorosus est l'espèce dominante du lac Inférieur où *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* est secondaire, et *Tanytarsus holochlorus* rare.

Dans le lac d'Anglade, *T. holochlorus* devient l'espèce dominante aux côtés de *T. nemorosus*.

Dans le lac Long, *T. holochlorus* domine nettement; il représente 55 % du peuplement des *Tanytarsini; Cl.* cf. *iucundus* est toujours une forme secondaire.

Cette dernière espèce domine au lac Supérieur alors que *T. holochlorus* disparaît. Une nouvelle espèce, encore secondaire, *Tanytarsus bathophilus* fait son apparition dans le peuplement.

5.2. — Les lacs du vallon de Port-Bielh.

Les cinq lacs de ce vallon montrent des peuplements qui s'intercalent dans la série précédente ou la prolongent. La continuité de la série n'en ressort que davantage (Tableau XVII).

Le Gourg Nère Inférieur II, avec une population de *T. holochlorus* dominante (91,7 %), assure la transition entre les lacs d'Anglade et le lac Long.

Le peuplement du Gourg Nère Moyen, avec *Cl.* cf. *iucundus* (7,1 %) et *T. bathophilus* plus rare, s'intercale entre ceux des lacs Long et Supérieur.

Dans les trois derniers lacs, les plus froids de la série, *Cl.* cf. *iucundus* tend à disparaître alors que *T. bathophilus* domine (51,9 % au GNI[I], 15,9 % au Gourguet et 98,9 % au lac de Port-Bielh).

Enfin, la présence de *Tanytarsus miriforceps* dans les quatre derniers lacs de la série (S, GNI[I], G, PB) mérite d'être soulignée. Cette espèce est en effet signalée par Mothes (1966 : 259) comme caractéristique et dominante du Rofensee, un lac eutrophe du Brandebourg. Les pourcentages atteints par *T. miriforceps* dans les quatre lacs précités du massif de Néouvielle en font une espèce rare. Sa localisation dans les lacs les plus froids et plutôt oligotrophes indique néanmoins un changement dans l'écologie de ce Chironomide qui, dans les Pyrénées, atteint la limite méridionale de son aire de répartition.

5.3. — Discussion.

Un remplacement rapide des espèces apparaît donc dans cette série de lacs relativement rapprochés (2 100 - 2 325 m).

1° De tels remplacements ont déjà été mis en évidence dans d'autres groupes, notamment chez les Cladocères des quatre lacs du vallon d'Estibère (Rey 1968 : 352). Comme pour les Cladocères, le caractère sténotherme des *Tanytarsus* récoltés est d'autant plus marqué que les larves se développent dans les lacs élevés.

Les sériations obtenues peuvent être mises en corrélation avec le gradient thermique et la durée d'enneigement c'est-à-dire avec les données climatiques évidentes, caractéristiques des milieux de haute montagne. Mais, dans le cas d'un groupe tel que les Chironomides, la composition du sédiment présente un intérêt majeur. Nous rappellerons simplement ici que la série du tableau XVII coïncide dans son ensemble avec l'évolution de la teneur en Carbone organique du sédiment (*fig.* 23). Cette teneur suit les étapes successives de l'évolution des lacs. Ainsi se trouve confirmée l'importance

des peuplements en Chironomides dans l'étude de la dynamique des milieux lacustres.

Nous reviendrons sur ce point en conclusion.

2° Par ailleurs, l'influence directe de la compétition entre espèces apparaît dans la localisation de *Tanytarsus bathophilus* qui colonise les zones peu profondes des petits lacs (GNI[L], S). Au lac de Port-Bielh, il est surprenant de n'observer aucune éclosion de cette forme avant 10 - 11 m de profondeur. *T. bathophilus* ne se développe que dans la zone « littori-profonde » où sa colonisation croissante coïncide avec une nette diminution du Tanypodinae *Zavrelimyia melanura* au-delà de —14 m (*fig.* 24 et 25). La distribution complémentaire de ces deux espèces résulte vraisemblablement d'un phénomène de prédation. En effet, les débris de Tanytarsini sont très communs dans le tractus digestif des Tanypodinae (Roback 1969 : 15).

6. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'étude synécologique des Chironomides des lacs du massif de Néouvielle a permis de mettre en évidence quatre communautés dont il convient, en conclusion, de dégager la signification.

Au préalable, nous préciserons les facteurs responsables de l'organisation de ces communautés.

1° La communauté de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh — le seul dont la profondeur dépasse 5 m — est caractérisée par l'association, *Tanytarsus bathophilus - Chironomus commutatus*, remplacée entre 17 et 19 m par l'association *T. bathophilus - Chironomus plumosus*.

L'important déficit hivernal en oxygène joint à la faible teneur du sédiment en matières organiques et aux basses températures, paraissent, à ce niveau, les principales causes de cette coexistence.

Danc ce lac, l'abondance des deux Orthocladiinae *Psectrocladius sordidellus, Cricotopus pirifer* semble liée à la présence de *Nitella*.

2° Aux altitudes supérieures à 2 200 m, la communauté de la zone littorale (moins d'un mètre de profondeur) des lacs alpins est caractérisée par l'association *Micropsectra contracta - Heterotrissocladius marcidus* avec, comme espèces compagnes, *Paratanytarsus austriacus* et *Microtendipes pedellus* var. *lividus*. Cette zone, toujours saturée en oxygène au cours de l'été, ne présente pas de déficit important pendant l'hiver. Par ailleurs, ces lacs étant homothermes, les températures estivales sont semblables dans les zones

« littorale » et « profonde ». C'est donc le sédiment, par sa texture et les apports allochtones (entraînés depuis les rives par le vent ou par les sources affluentes) qui individualise le mieux cette zone « littorale ». Les possibilités trophiques de celle-ci sont vraisemblablement responsables de l'abondance de *Micropsectra contracta*, d'*Heterotrissocladius marcidus*, et, ainsi que nous l'avons vu, de *Microtendipes pedellus*.

Cette communauté est encore caractérisée par la diminution des formes à fourreaux et par l'augmentation des larves libres prédatrices de Tanypodinae. L'agitation de l'eau permet en outre l'existence de formes rhéophiles. L'ensemble de ces facteurs biotiques et abiotiques, concourt à un groupement présentant la diversité spécifique la plus forte (28).

3° La communauté de la zone « profonde » de ces mêmes lacs alpins est caractérisée par l'association de deux espèces boréo-alpines *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* et *Psectrocladius barbimanus* avec *Tanytarsus bathophilus* comme espèce compagne. Le sédiment paraît être, ici encore, le principal facteur de l'installation de cette communauté. En effet, contrairement à ce qui se produit dans la zone littorale, le sédiment de la zone profonde n'est pas gelé en hiver, ce qui entraîne un léger déficit en oxygène. L'installation des formes à fourreaux est favorisée par la présence d'un substratum vaseux uniforme que des *Potamogeton* enrichissent quelque peu en acides humiques. Par ailleurs, la température est toujours inférieure à 15 °C.

4° Aux altitudes inférieures à 2 200 m, la communauté de la zone profonde des lacs subalpins est caractérisée par l'association *Tanytarsus nemorosus - Psectrocladius barbatipes* avec, comme espèce compagne, un Chironomini, *Limnochironomus pulsus* var. *objectans*. On notera que cette association concerne une espèce moyennement sténotherme *(Ps. barbatipes)* et une espèce largement répandue dans le centre et le sud de l'Europe *(T. nemorosus)*. Cette dernière atteint sa limite altitudinale au lac d'Anglade et se trouve, plus haut, remplacée par *Tanytarsus holochlorus*.

Pendant deux mois, la température de ces lacs est supérieure à 15 °C et peut atteindre 18 °C. Ce facteur paraît limiter l'installation d'espèces sténothermes strictes qui peuplent les lacs les plus élevés de la série. Les températures, basses pendant les dix autres mois, rendent le milieu peu propice à l'installation des espèces de plaine de sorte que, avec quatorze espèces seulement, nous avons là le groupement le moins diversifié.

Deux communautés, une « littorale » et une « profonde », peuplent les lacs de la zone alpine. Ces lacs sont peu profonds, leur volume d'eau est restreint. Leur peuplement en Chironomides n'est

tion de la matière organique. Plus la minéralisation est rapide, plus la quantité de C organique diminue par rapport à celle de l'azote et plus le rapport C/N est bas. Inversement, un déficit en oxygène inhibe la minéralisation. Le sédiment demeure riche en matière organique et le rapport C/N est élevé. Selon Rybak (1969 : 653), C/N est, dans ce dernier cas, voisin de 10.

b) Il faut par ailleurs considérer l'origine des sédiments lacustres. Selon Mackereth (in Macan 1970 : 188) ceux-ci seraient de nature essentiellement allochtone. Autour d'un lac, le sol est soumis à un processus d'érosion et de lessivage. Une fois déposé sur le fond d'un lac, le sédiment est soumis à une décomposition dont les modalités varient selon les lacs.

Deux groupes de facteurs interviennent donc dans ce processus. Les uns tiennent à la nature du bassin versant (géologie, pédologie, végétation). Les autres tiennent aux conditions du milieu lacustre (température, oxygène).

Ces deux observations permettent d'envisager comme suit le rôle des sédiments dans les lacs du massif de Néouvielle.

D'après nos mesures, les valeurs du rapport C/N varient entre 7 et 15 et sont en moyenne égales à 10 (*fig.* 23). Nous avons vu par ailleurs que les sédiments de ces lacs sont relativement riches en matière organique. Nous sommes donc en présence de lacs oligotrophes à production pélagique faible mais dont les sédiments sont semblables à ceux observés dans les lacs eutrophes ou dystrophes.

Les conditions de milieu évoquées précédemment sont à l'origine de cette anomalie. Au fond du lac, les sédiments sont soumis à des températures basses et à un déficit en oxygène pendant toute la période de stagnation hivernale. Ces conditions se prolongeant six à sept mois par an, la minéralisation de la matière organique est fortement ralentie.

On comprend alors le degré de trophie élevé des sédiments de ces lacs, de même que l'association insolite *Chironomus plumosus - Tanytarsus bathophilus* au fond du lac de Port-Bielh.

4. *Remarques.*

— Dans les lacs étudiés, la teneur en C organique des sédiments varie dans le même sens que le rapport C/N. Ces valeurs augmentent progressivement quand on va des lacs élevés vers les lacs les plus bas (*fig.* 23). Ces derniers sont les plus productifs de la série. Ils sont caractérisés par un développement important de macrophytes dans leur zone littorale. De plus, la forêt de pins atteint leur rivage et leur permet de bénéficier d'apports allochtones. Enfin, certains d'entre eux, le lac Anglade et le lac Inférieur

notamment, reçoivent des eaux en provenance de petites tourbières. Tous ces facteurs concourent à augmenter les valeurs du C organique et du rapport C/N.

— Au sein du lac de Port-Bielh, les valeurs les plus élevées du C organique et du rapport C/N correspondent, en profondeur, à la zone de développement maximum des *Nitella* (vers 13 m) et, près du rivage, à la richesse en débris organiques allochtones (Tableau XVI).

— On peut se demander si la matière organique ne constitue pas une source de nourriture essentielle pour les larves puisque on constate sur le tableau XVIII que la densité du peuplement de la zone « profonde » des petits lacs augmente en même temps que la teneur en Carbone et le rapport C/N.

Lorsque $C/N < 10$ la densité varie entre 800 et 3 000 individus par mètre carré.

Lorsque $C/N > 10$ cette densité est deux fois et demi à trois fois plus forte.

Cette densité paraît indépendante de la production pélagique qui semble peu différente dans ces lacs.

Tableau XVIII. — Densité moyenne des émergences/m² et rapport C/N moyen dans la zone « profonde » des petits lacs.

	C/N	Eclosions/m²
Gourg Nère Moyen	9,38	768
Gourguet	8,66	1720
Gourg Nère Inférieur I	9,71	2958
Gourg Nère Inférieur II	10,20	3744
Lac Supérieur	10,67	6179
Lac Long	11,15	7056
Lac Inférieur	11,68	7242

V. — ETUDE DE LA PRODUCTION DU LAC DE PORT-BIELH

L'analyse des prélèvements quantitatifs d'imagos nous a permis de définir, dans les chapitres précédents, la structure du peuplement chironomidien des lacs du massif de Néouvielle et son déterminisme. L'organisation des communautés résulte, en fait, d'un ensemble de paramètres externes (facteurs de milieu) et de paramètres internes, inhérents à chaque espèce, que l'on peut désigner par le terme général de « pouvoir reproducteur ». L'action conjuguée de ces facteurs se traduit, au niveau de chaque espèce, par

une plus ou moins grande potentialité d'accroissement ou productivité. Il nous a paru intéressant de compléter ce travail par une étude de la production des Chironomides du lac de Port-Bielh. Cette étude constitue d'ailleurs une partie du programme des recherches entreprises sur ce lac depuis 1967 par le laboratoire d'hydrobiologie de Toulouse dans le cadre du Programme Biologique International (P.B.I.).

1. — MÉTHODES

De nombreux travaux ont été consacrés aux techniques d'échantillonnage du benthos des lacs. Une analyse récente des diverses méthodes utilisées est donnée dans le manuel du P.B.I. consacré à la production secondaire (Edmonson et Vinberg 1971). En ce qui concerne les prélèvements quantitatifs sur des substrats mous, les tubes de carottage et les dragues de type Ekman paraissent donner les meilleurs résultats. Pour les substrats rocheux ou caillouteux de la zone littorale des lacs, au contraire, les méthodes d'estimation de densités de populations restent très imparfaites.

L'échantillonnage de la faune macrobenthique du lac de Port-Bielh a été réalisé à l'aide d'une drague Ekman de 225 cm^2 d'ouverture. Après un lavage sur place de l'échantillon à travers un filet à mailles de 280 μ, le tri des animaux a été réalisé à la loupe binoculaire, de préférence sur le vivant ou après fixation au formol à 4 %. Cette technique permet de retenir les larves de Chironomides dont la longueur est supérieure ou égale à 2 mm, ce qui correspond, pour la plupart des espèces dominantes, au deuxième stade de leur développement.

Les séries de prélèvements réalisés de juillet 1968 à août 1969 concernent essentiellement la zone « littori-profonde » où les substrats de vase permettent un fonctionnement satisfaisant de la drague. Compte tenu de la distribution des espèces avec la profondeur, cinq niveaux différents ont été prospectés à chaque date de prélèvement : 7-8 m, 9-11 m, 12-13 m, 14-15 m, 16-19 m. Deux à trois dragages ont été effectués à chaque niveau.

Dans la zone littorale, et par cette méthode, il n'a été possible de prospecter que les étendues de vase fine situées entre les blocs de granite. Les résultats quantitatifs sont, par suite, peu significatifs, mais ils ont permis cependant, par comparaison avec les résultats de capture des imagos, de préciser la structure du peuplement benthique de cette zone.

Des prélèvements réalisés en automne avec une drague de type Petersen nous ont servi à préciser la distribution et la durée du développement des premiers stades larvaires, plus difficiles à

récolter. Une drague-traineau type Elster (Schwœrbel 1966 : 103) a également permis d'obtenir du matériel benthique en quantité suffisante pour effectuer des pesées.

La détermination des stades larvaires (au nombre de 4 chez les Chironomides) est basée sur les mensurations de la capsule céphalique qui s'accroît brusquement à chaque mue larvaire. Dans le but de suivre l'accroissement en taille et en poids au sein de chaque stade, les larves de chaque espèce ont été mesurées et groupées par classes de taille de 1 mm.

La pesée, après évaporation de l'eau superficielle et après séchage pendant quinze heures environ dans une étuve à 105° C a permis de connaître le poids frais et le poids sec des larves d'une même classe de taille. Ces données ont servi de base de calcul du rapport Poids sec/Poids frais et de la relation Taille-Poids qui peut s'exprimer par l'équation générale :

$$\text{Log } P = b \log L - a \quad (\textit{fig. } 30)$$

à partir de laquelle nous avons évalué le poids des deux premiers stades larvaires, difficile à déterminer de façon directe.

2. — COMPOSITION QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DU MACROBENTHOS DU LAC DE PORT-BIELH

2.1. Le macrobenthos.

Cinquante-sept espèces ont été dénombrées et déterminées. Nous donnons leur liste avec, pour les formes dominantes, la profondeur limite à laquelle nous les avons récoltées. A l'inventaire, déjà publié (Capblancq et Laville 1971, sous presse), des trente et une espèces de Chironomides avec leur répartition bathymétrique, nous ajoutons la récolte de *Parakiefferiella coronata* jusqu'à — 4 m.

* NEMATHELMINTHES

— *Paramermis sp.* 15 m

* MOLLUSCA
(Dét. J. Kuiper)

— *Lymnaea peregra* (Müll.) 13 m
— *Pisidium hibernicum* (Wstl.)
— *Pisidium nitidum* (Jen.) 18 m
— *Pisidium subtruncatum* (Malm.)

* ANNELIDA

\+ Oligocheta (Dét. J. Juget)

● Naididae
— *Chaetogaster diastrophus* (Gruit.)
— *Specaria josinae* (Vej.)

● Tubificidae
— *Tubifex tubifex* (Müll.) 19 m
— *Peloscolex ferox* (Eisen)
— *Peloscolex sp.* 19 m

● Lumbriculidae
— *Lumbriculus variegatus* (Müll.) 19 m

+ Hirudinea
— *Glossiphonia complanata* (L.). 16 m

* INSECTA

+ Ephemeroptera (Dét. A. Thomas)
— *Siphlonurus lacustris* (Etn.)
— *Cloeon simile* (Etn.)

+ Plecoptera (Dét. C. Berthélemy)
— *Amphinemura sulcicollis* (Steph.)
— *Nemoura cinerea* (Retz.)
— *Leuctra alosi* (Nav.) 13 m

+ Megaloptera
— *Sialis lutaria* (Lat.) 17 m

+ Trichoptera (Dét. H. Décamps)
— *Plectrocnemia laetabilis* (McL.)
— *Polycentropus flavomaculatus* (Pict.) 9 m
— *Cyrnus cintranus* (McL.)
— *Limnephilus extricatus* (McL.)
— *Potamophylax latipennis* (Curt.)
— *Annitella pyrenaea* (Nav.)
— *Sericostoma personatum* (Spence.)

Il convient de rappeler quelques données mises en évidence antérieurement (p. 215). La zone « littorale » (0-7 m), très hétérogène et de prospection difficile, apparaît comme la plus diversifiée. La zone « littori-profonde » (7-19 m) est beaucoup plus homogène. Le sédiment est constitué par une vase fine en partie recouverte par une prairie de *Nitella flexilis* dont la densité maximale se situe vers 13 m. Cette zone, d'une superficie de 10,5 hectares représente 63 % de la surface totale du lac.

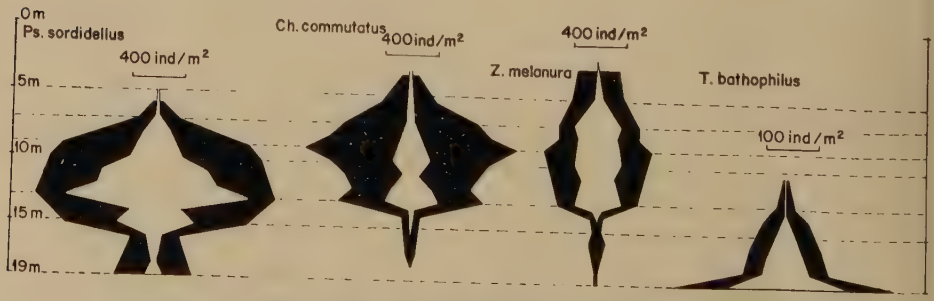


Fig. 24. — Répartition bathymétrique moyenne des larves (en noir) des quatre Chironomides dominants du lac de Port-Bielh et densité de leurs émergences en 1968 (en blanc).

Les Chironomides et les Oligochètes représentent l'essentiel du peuplement (80-100 %) (*fig.* 26). Cependant, l'abondance relative de ces deux groupes varie en fonction de la profondeur. Deux communautés apparaissent : la première, entre 7 et 13 m, où les Chironomides dominent (60 à 83 %), la seconde, entre 14 et 19 m, où les Oligochètes deviennent prépondérants (47 à 67 %). Les Mollusques du genre *Pisidium* peuvent représenter 11 à 17 % du peuplement entre 12 et 15 m. *Sialis lutaria* constitue 6 % de la communauté benthique entre 7 et 8 m de profondeur : son abondance diminue jusqu'à 16 m, limite que cette espèce ne paraît pas dépasser.

Dans le tableau XIX figurent l'abondance moyenne au mètre carré et les biomasses correspondantes des organismes le 5 juillet 1969, c'est-à-dire avant le début des émergences des Insectes. Les Chironomides représentent 73 % du nombre des individus et 66 % de la biomasse de cette zone. Les Oligochètes (13,6 %), *Sialis* (9,4 %), *Pisidium* (6 %), *Glossiphonia* (5,2 %), forment ensemble 34 % de la biomasse totale du macrobenthos.

Tableau XIX. — Densité et biomasse des organismes benthiques dans la zone « littori-profonde » (7-16 m) du Port-Bielh le 5 juillet 1969 (la biomasse des Nématodes et celle des Lymnaea n'a pas été considérée).

	N/m²	%	Biomasse/ g/m²	% total benthos	% Chironomides
Zavrelimyia	705	18,7	1,192	13,45	20,46
Procladius	13	0,35	0,025	0,28	0,43
Psectrocladius	935	24,84	1,360	15,35	23,34
Cricotopus	103	2,74	0,107	1,20	1,84
Ch. commutatus	609	16,18	2,359	26,63	40,50
Ch. plumosus	23	0,61	0,568	6,41	9,75
Cryptochironomus	35	0,93	0,035	0,39	0,60
Pagastiella	127	3,37	0,130	1,46	2,23
Tanytarsus	191	5,07	0,050	0,56	0,86
Total Chironomides	2 741	72,79	5,826	65,73	
Pisidium	222	5,90	0,531	5,99	
Oligochètes	640	17,00	1,205	13,60	
Glossiphonia	31	0,82	0,463	5,22	
Sialis	112	2,97	0,833	9,40	
Nématodes	13	0,35	—		
Lymnaea	5	0,13	—		
Total benthos	1 023	99,96	3,032		

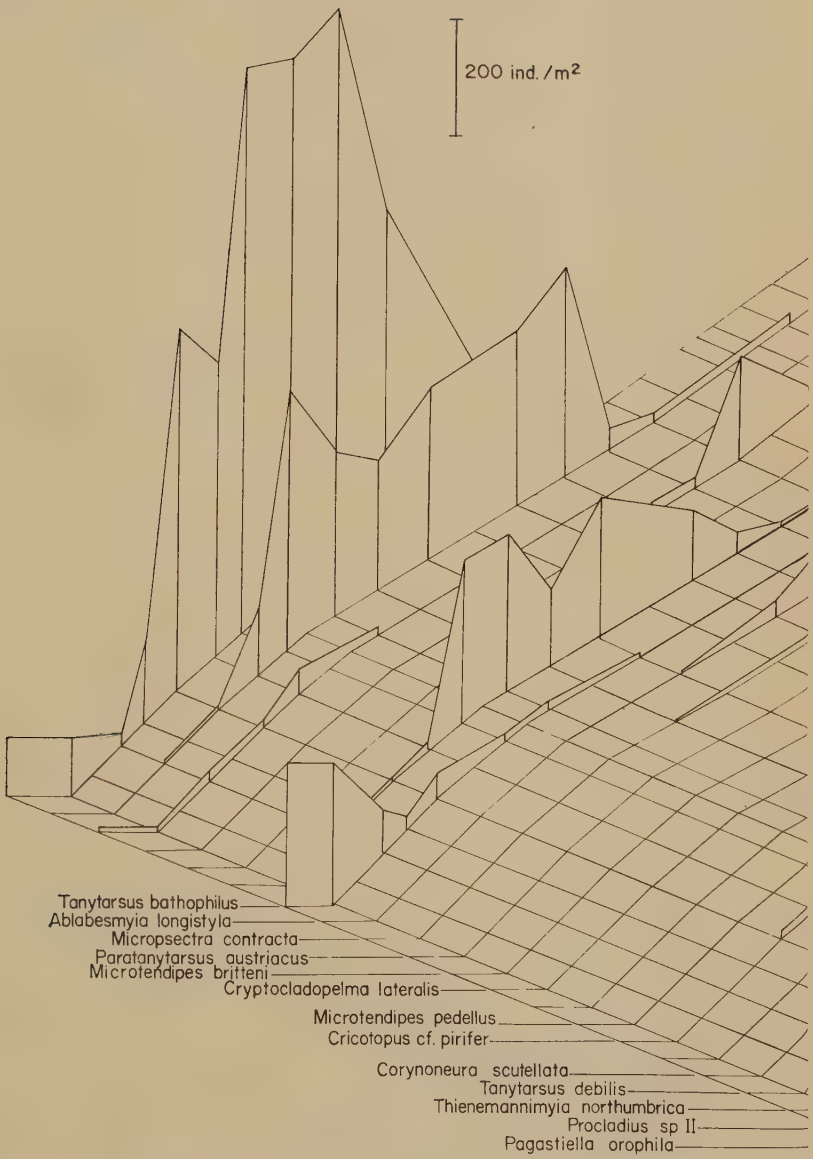
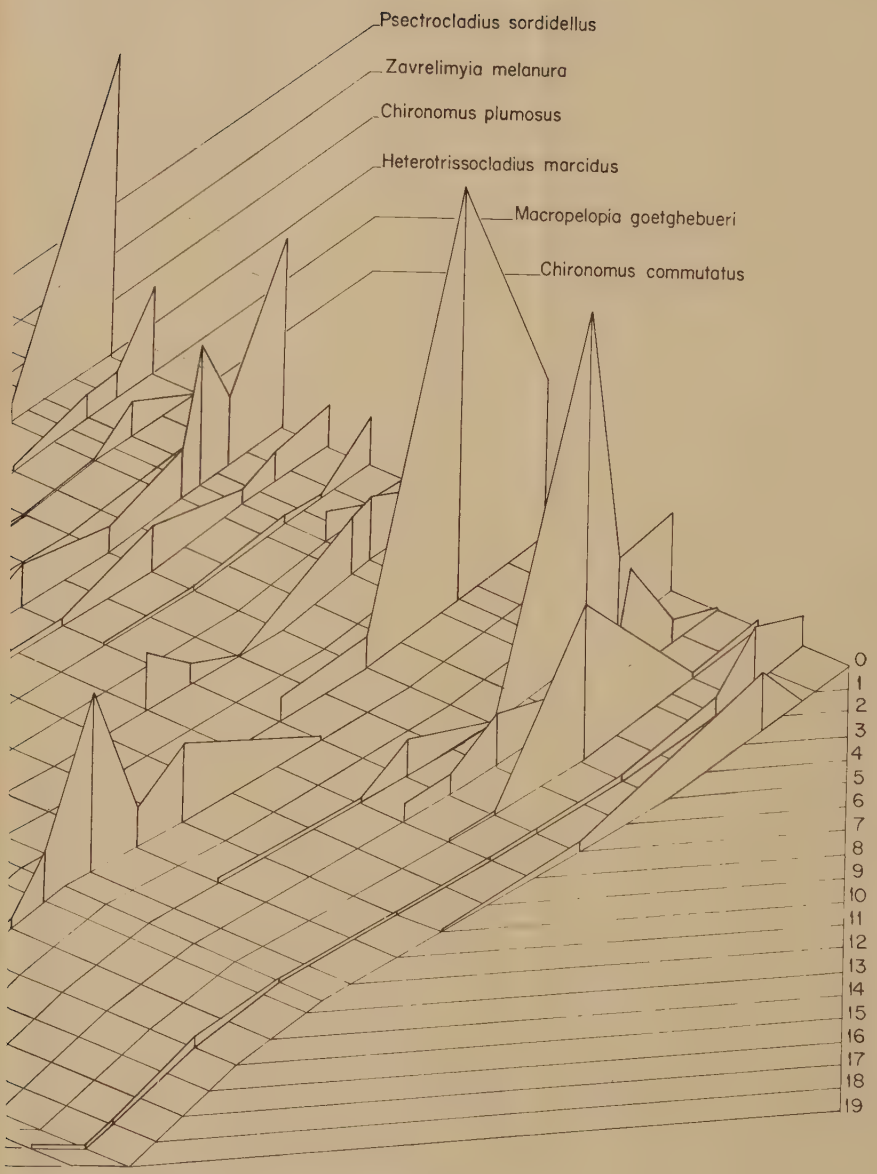


FIG. 25. — Emergences/m², en fonct
de Chironomides dominants dans



on de la profondeur, de dix-neuf espèces
le lac de Port-Bielh.

2.2. **Les Chironomides.**

Les Chironomides constituent donc le groupe le mieux représenté et le plus diversifié du macrobenthos. Parmi les trente-deux espèces identifiées, vingt-huit vivent dans la zone littorale (— 1 m), six seulement atteignent la profondeur de 19 m. Le bloc-diagramme (*fig.* 25), basé sur la densité moyenne des émergences au cours de trois années successives, représente la distribution bathymétrique des dix-neuf espèces les plus abondantes sinon les plus fréquentes.

Huit espèces forment 80 % du peuplement chironomidien de la zone « littorale » :

Macropelopia goetghebueri	6,1 %
Ablabesmyia longistyla	14,7 %
Thienemannimyia northumbrica	4,3 %
Heterotrissocladius marcidus	16,4 %
Corynoneura scutellata	9,2 %
Microtendipes pedellus	22,2 %
Micropsectra contracta	5,5 %
Paratanytarsus austriacus	3,0 %

Les représentants de cette biocénose ne dépassent généralement pas une profondeur supérieure à 7 m et sont remplacés au-delà par une association constituée essentiellement par trois espèces : *Psectrocladius sordidellus, Zavrelimyia melanura, Chironomus commutatus* qui constituent, selon les profondeurs, 71 à 91 % des Chironomides de la zone « littori-profonde » (*fig.* 27). Avant le début des émergences, ces trois espèces représentent à elles seules 84 % de la biomasse des Chironomides (Tableau XIX).

3. — CYCLES BIOLOGIQUES

Les cycles biologiques ont été établis à partir des prélèvements de larves réalisés au cours d'une année et selon la méthode biométrique indiquée plus haut (détermination des stades larvaires et des classes de taille) qui fournit des informations sur la vitesse de développement.

Le tableau XX montre les relations existant entre les dimensions de la capsule céphalique et la longueur du corps. Pour les trois espèces considérées, la croissance des larves ne suit pas rigoureusement la règle de Dyar : le rapport des dimensions de la capsule céphalique d'un stade à celles du stade précédent diminue progressivement à chaque mue. Ce rapport apparaît dans tous les cas plus élevé entre les stades I et II qu'entre les stades larvaires suivants où il devient presque constant.

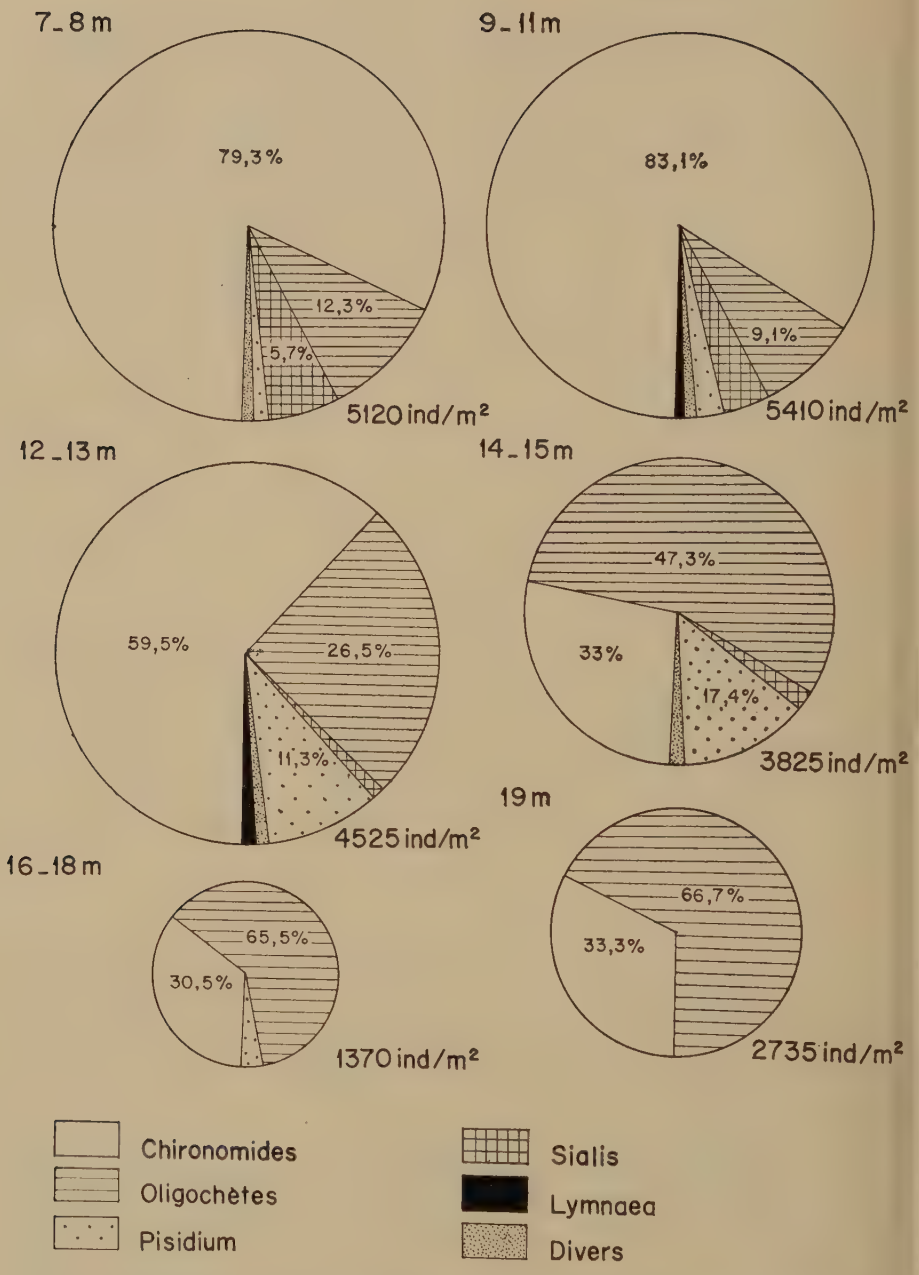


Fig. 26. — Composition du macrobenthos de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh : la surface de chaque secteur est proportionnelle au nombre moyen des individus du groupe correspondant.

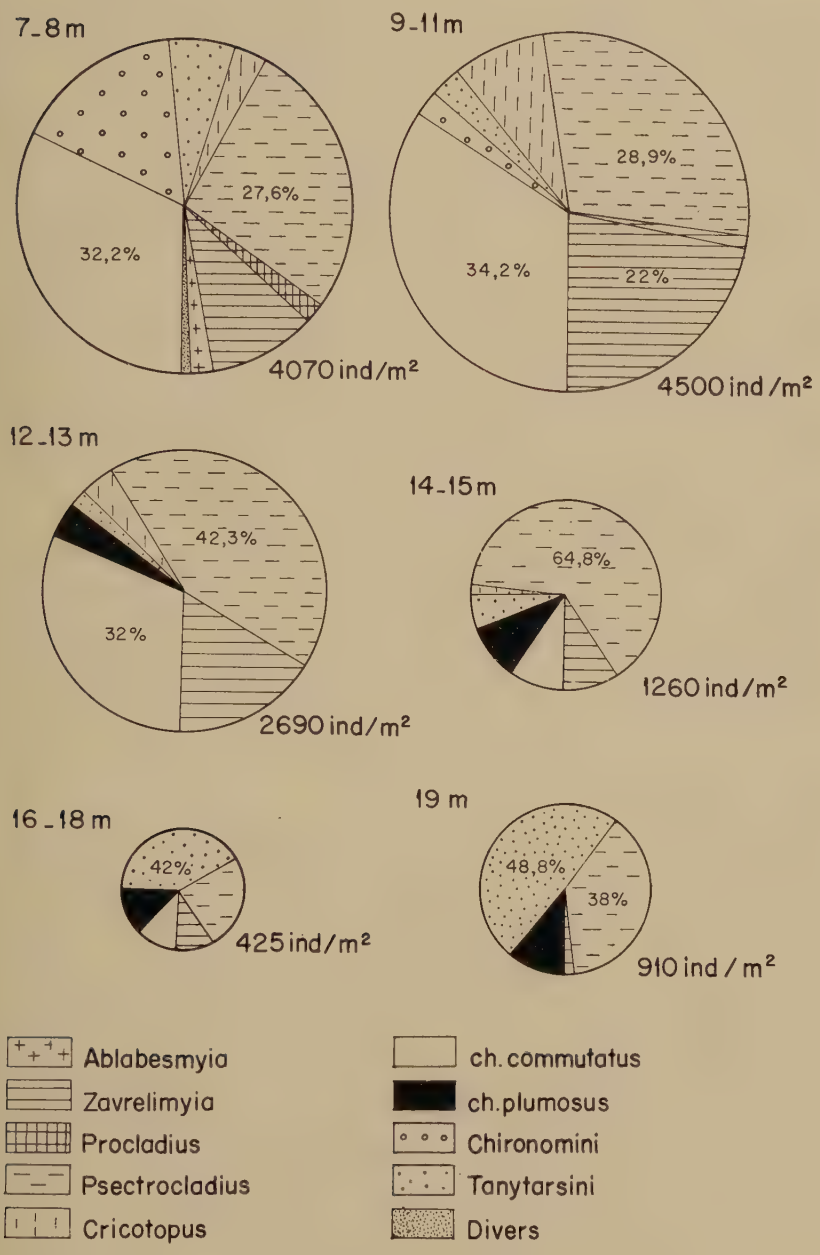


FIG. 27. — Composition du peuplement chironomidien de la zone « littori-profonde » : la surface de chaque secteur est proportionnelle au nombre moyen de larves des espèces correspondantes.

TABLEAU XX. — Longueurs des différents stades larvaires de trois espèces de Chironomides et taille correspondante des capsules céphaliques.

r = rapport moyen de la taille des capsules céphaliques de deux stades successifs;
n = nombre d'individus mesurés.

	Psectrocladius sordidellus			Zavrelimyia melanura			Chironomus commutatus		
Stade	Longueur du corps/mm	Largeur capsule céphalique/mm	n	Longueur du corps/mm	Largeur capsule céphalique/mm	n	Longueur du corps/mm	Largeur capsule céphalique/mm	n
I	0,6-1,5	0,075	41	0,5-1,8	0,150-0,225	121	0,7- 1,8	0,075-0,125	21
II	1,3-2,7	0,125-0,175	70	1,4-3,1	0,275-0,375	255	1,4- 4,0	0,175-0,225	25
III	2,2-5,2	0,200-0,275	348	2,3-5,0	0,400-0,700	169	4,0- 8,0	0,300-0,400	246
IV	4,0-8,5	0,325-0,450	640	4,0-8,5	0,825-1,05	196	8,0-14,0	0,500-0,675	279
r	I-II	II-III	III-IV	I-II	II-III	III-IV	I-II	II-III	III-IV
	1,94	1,64	1,61	1,75	1,67	1,64	2,0	1,74	1,70

Ces observations concordent davantage avec les résultats de Berg (1950) qui montrent un rapport décroissant pour les stades successifs de *Cricotopus elegans* qu'avec ceux de Ford (1959) pour qui ce rapport est constant entre tous les stades larvaires des sept Chironomides étudiés avec cependant une exception chez *Cricotopus obtexens* (Walker).

Il faut toutefois souligner que cet auteur a établi ses rapports d'après des mesures de certaines structures de la capsule céphalique (labium, mandibule, antenne) et non d'après ses dimensions (largeur, longueur).

Il est difficile de déterminer avec exactitude la longueur du corps non chitinisé des larves de Chironomides. En séparant les larves par classes de taille de 1 mm et en opérant sur une assez grande quantité de matériel il est toutefois possible d'évaluer le poids moyen d'une larve aux diverses étapes de sa croissance. Le calcul des relations Poids sec - Longueur du corps (*fig.* 30) a été établi pour les trois espèces dominantes.

Chez *Psectrocladius sordidellus* et *Zavrelimyia melanura* dont les larves ne dépassent pas 8 mm, les droites de régression se superposent. Chez les larves de *Chironomus commutatus* qui peuvent atteindre 12-14 mm, la droite de régression est légèrement différente. Pour les trois espèces considérées les rapport Poids sec - Poids frais déterminé à partir de quarante-deux pesées est de 0,14 en moyenne, valeur très semblable à celle communément admise dans la littérature (0,15) (Kajak 1967 : 194).

3.1. **Psectrocladius sordidellus** (*fig.* 28).

La période d'émergence des imagos, en 1968, s'étend du 25 juillet au 13 août; elle atteint son maximum entre le 25 juillet et le 8 août.

Les larves du premier stade ou larvules selon Dorier (1933a : 213) apparaissent dès la fin du mois d'août dans les prélèvements. Par rapport aux stades ultérieurs, elles présentent des différences morphologiques au niveau du labium, de l'antenne et de la mandibule, ainsi qu'au niveau des segments abdominaux garnis de soies pleurales. Ce dernier caractère est en relation avec le mode de vie planctonique que ces larvules qui serait, selon Lellak (1968 : 84-87), déterminé par un phototactisme positif.

Il semble toutefois que, dans le lac de Port-Bielh, les larvules se fixent rapidement sur le fond puisque leur présence n'a jamais été observée dans les prélèvements de plancton. Par contre, elles sont nombreuses dans les dragages Petersen réalisés en août et septembre entre 12 et 17 m. Les larves paraissent donc se déve-

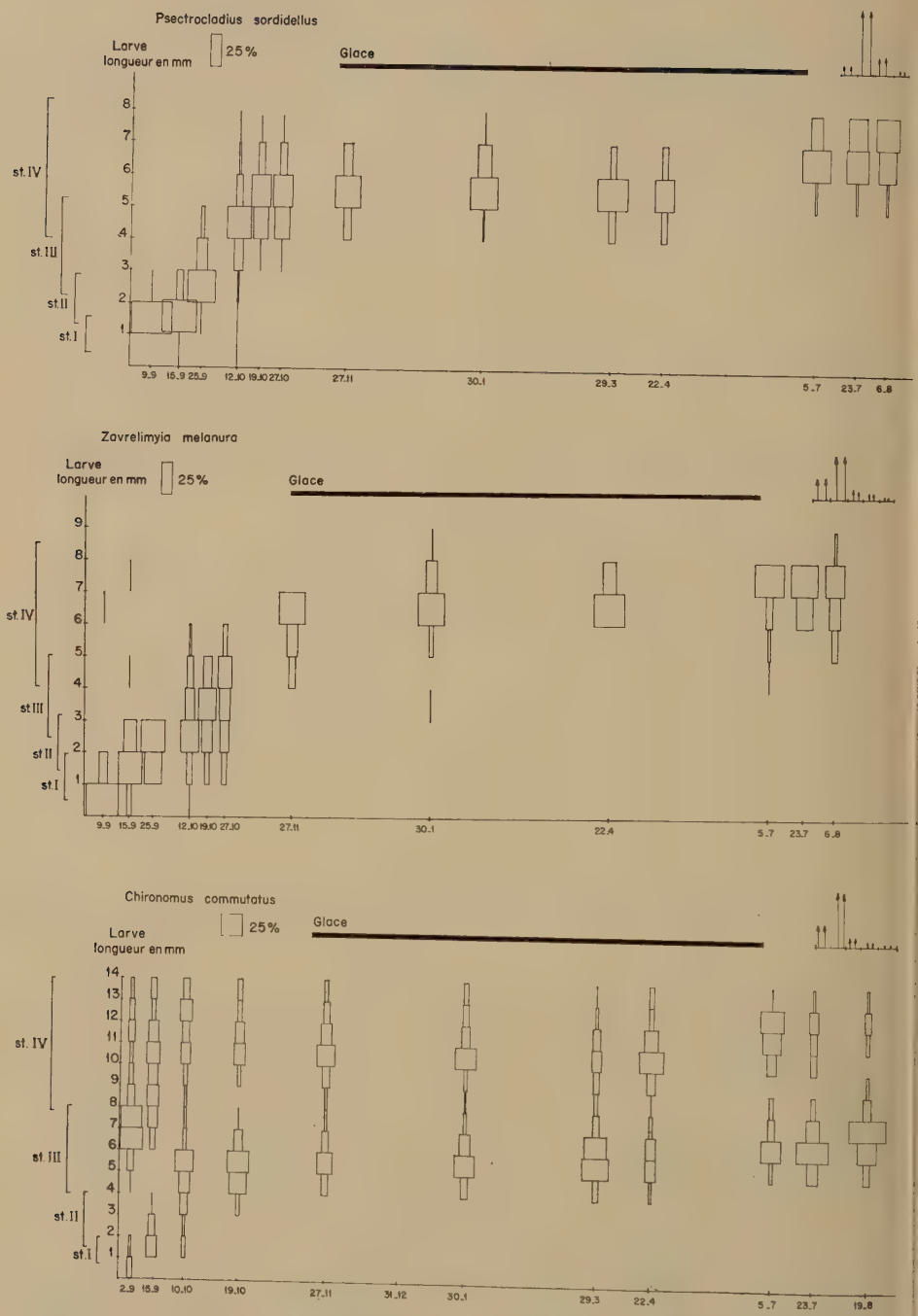


FIG. 28. — Cycles de développement de trois espèces de Chironomides du lac de Port-Bielh.

lopper, dès le début, dans la zone préférentielle de l'espèce et l'on n'observe pas une migration progressive en profondeur des différents stades semblable à celle qui a été décrite pour *Procladius culiciformis* (Thut 1969 : 84) et *Sergentia coracina* (Wülker 1961 : 964). Il faut toutefois signaler la présence, en assez grand nombre, de larves au stade III et IV, à l'intérieur des pièges à imagos durant le mois d'octobre. Puisque ces pièges sont distants en moyenne de 5 à 8 m du fond, ces récoltes impliquent l'existence de déplacements de larves à l'intérieur du lac dont il serait intéressant de rechercher le déterminisme.

Les larvules disparaissent dans les prélèvements vers la mi-septembre. La durée de leur développement n'excède vraisemblablement pas quinze jours. Celle des larves du stade II s'étend également sur dix à quinze jours, puisque les premières larves du stade III apparaissent dès la fin du mois de septembre. Toutes les larves ont donc la possibilité d'effectuer leur dernière mue larvaire avant le gel et passent l'hiver au stade IV.

Ainsi, la croissance larvaire de *Ps. sordidellus* apparaît comme très rapide puisque 85 % des larves ont atteint une taille de 5 à 7 mm le 27 octobre 1968, soit deux mois et demi après l'émergence des adultes. Cette phase de croissance rapide coïncide avec l'isothermie d'automne, période durant laquelle les températures atteignent 10 à 13° C à tous les niveaux. En novembre, avec la baisse de température qui précède le gel du lac, s'observe un net ralentissement de la croissance. Entre le 27 octobre et le 22 avril suivant, la structure de la population demeure pratiquement inchangée. La fin de la croissance larvaire s'effectue au dégel pendant le mois de juillet.

3.2. **Zavrelimyia melanura** (*fig.* 28).

La période des émergences est légèrement plus étalée dans le temps que pour *Ps. sordidellus*. Toutefois, la plupart des adultes ont été récoltés à la même période, entre le 25 juillet et le 8 août 1968. Le développement larvaire des deux espèces est sensiblement identique : presque toutes les larves de *Zavrelimyia melanura* ont atteint le stade IV avant l'apparition du gel.

Au cours de l'automne, l'accroissement des larves paraît être cependant moins rapide. Le 27 octobre 1968, 10 % seulement des larves de *Zavrelimyia* atteignent une taille supérieure ou égale à 5 mm. Contrairement à ce qui a été observé chez *Ps. sordidellus*, la croissance se poursuit pendant les premiers mois de l'hiver. Ce n'est qu'à la fin du mois de janvier que les larves ont pratiquement atteint leur taille maximale de 7-8 mm.

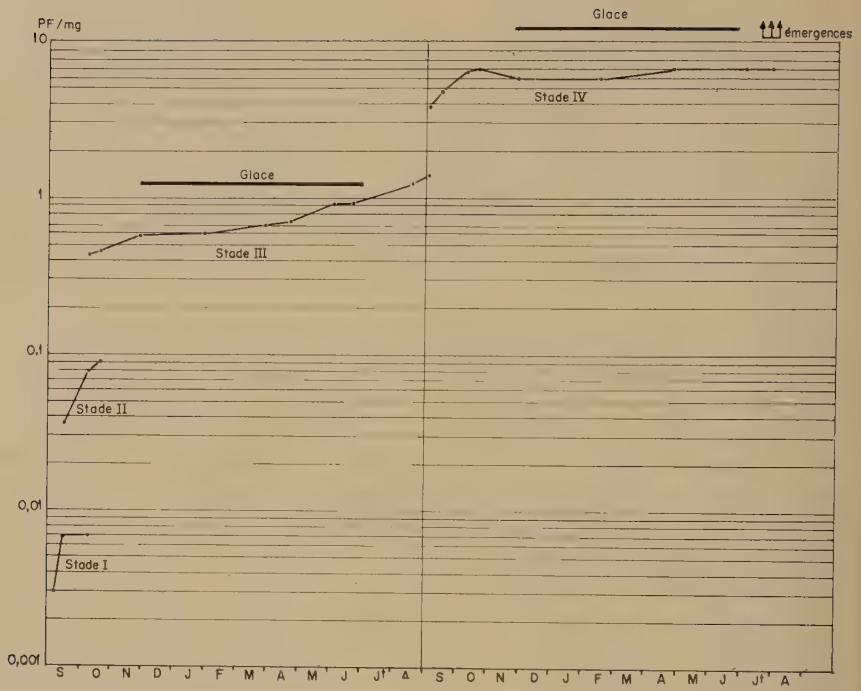


Fig. 29. — Variation du poids frais moyen des larves de *Chironomus commutatus* au cours de leur développement.

3.3. **Chironomus commutatus** (*fig.* 28).

La majorité des imagos a été récoltée entre le 1er et le 20 août 1968. La présence des larves des stades I et II dans les prélèvements effectués en septembre et leur disparition à la fin du mois d'octobre indique, dans ce cas également, une croissance rapide des premiers stades larvaires. A partir du mois de novembre, les prélèvements révèlent l'existence de deux lots de larves de taille différente. Les larves du stade III, issues des pontes déposées en août, présentent une croissance continue au cours de l'hiver; cette croissance s'accélère au début de l'été suivant. La dernière mue larvaire s'effectue vers la fin du mois d'août; au cours de l'automne, les larves du stade IV grandissent rapidement et atteignent, dans leur majorité, une taille de 10 à 12 mm avant le début du deuxième hiver. Leur développement, très ralenti pendant sept mois, reprend au mois de juillet avant la nymphose.

Ce cycle, d'une durée de deux ans, peut être comparé à celui de *Sergentia coracina* dans un lac de Forêt-Noire situé à 845 m d'altitude, le Titisee (Wülker 1961). Toutefois, pour cette espèce, la durée du stade III est plus courte (8 mois) et celle du stade IV un peu plus longue (12 mois) en raison du dégel plus précoce de ce lac (fin mars) et de la taille supérieure finalement atteinte par la larve de *S. coracina* (15-16 mm).

De tels cycles sont dus aux conditions extrêmes rencontrées dans les lacs de montagne pendant une longue période de l'année.

Si l'on excepte les récents exemples d'allongement de cycle biologique décrits par Saether (1968 : 440) chez *Diamesa valkanovi* Saether qui se développe dans un torrent de glacier arctique et par Oliver (1968 : 112) chez un *Procladius* vivant dans un lac arctique, les seuls exemples de cycles sur deux années concernaient, jusqu'à présent, des espèces de la tribu des *Chironomini : Chironomus hyperboreus* (Staeger) dans un lac canadien (Rempel 1936), *Chironomus anthracinus* Zett. dans le lac Esrom (Jonasson 1961) et *Chironomus atritibia* Malloch dans le Crooked lake (Stahl 1966 : 119). Ces larves, de grande taille, ne peuvent, en milieux froids, effectuer leur développement en quelques mois seulement. Ainsi apparaît une relation entre la taille et la durée du développement larvaire.

Dans la figure 29, nous avons représenté l'évolution du poids moyen des larves des différents stades de *Ch. commutatus* au cours du développement. Deux périodes de croissance rapide, correspondant aux mois de septembre et d'octobre, apparaissent nettement. La première marque le passage des larves au stade III. Avant le gel, le poids frais des larves, compris entre 0,23 et 1,4 mg, est de 0,58 mg en moyenne. La croisance des larves de ce stade se poursuit durant tout l'hiver et le début de l'été. Le passage des larves au dernier stade, à la fin du mois d'août, est suivi par une nouvelle période de croissance. Du 2 septembre au 19 octobre le poids frais moyen des larves du stade IV passe de 3,9 à 6,75 mg, soit un accroissement de 173 %. Dès la fin du mois d'octobre, 25 % des larves du stade IV ont atteint leur taille maximale (12-14 mm), soit un poids frais de 10 mg.

4. — PRODUCTION

La connaissance des vitesses d'accroissement des individus et de l'évolution démographique des populations permet d'évaluer la quantité de matière vivante produite par un groupe donné d'organismes. La production P d'une population pendant un temps t

correspond à la somme de l'accroissement en poids (Δp) des individus de cette population :

$$P = \frac{\Delta p}{t} \times N.$$

Cette valeur représente donc la quantité d'énergie stockée par une population sous forme de tissus nouveaux. En raison de l'importance des populations de Chironomides mises en évidence dans les lacs du massif de Néouvielle, la production de ce groupe apparaît comme un paramètre biologique fondamental pour la compréhension de la dynamique et de la productivité des écosystèmes aquatiques lénitiques de cette région.

Nous avons vu que l'évaluation de l'effectif des populations, à différentes dates de l'année, a été réalisé par la prise d'échantillons au moyen d'une drague Ekman. En raison de leur petite taille et de leur croissance rapide, l'effectif des larvules issues des pontes n'a pu être estimé de façon rigoureuse. Si les échantillons réalisés en automne à l'aide d'une drague type Petersen ont permis de récolter une assez grande quantité de jeunes larves, ils ne fournissent cependant pas des résultats quantitatifs satisfaisants. Si l'on admet que le nombre de larves d'une population évolue dans le temps suivant une fonction du type :

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = -kNt$$

dans laquelle k représente le taux de mortalité, il est cependant possible d'évaluer le nombre de larvules au temps to, c'est-à-dire à la fin des émergences. k peut être calculé à partir du nombre d'individus récoltés dans les dragages successifs. Compte tenu du faible poids individuel des larvules, les erreurs dans l'estimation de k entraînent une erreur relative négligeable dans le calcul de la production.

L'accroissement en poids des individus et la diminution de l'effectif de la population par suite de mortalité naturelle et de prédation sont deux phénomènes simultanés. Allen (1951) a décrit une méthode graphique pour calculer la production d'une population de poissons. Cette méthode a été reprise par Neess et Dugdale (1959) qui ont élaboré un modèle simple pour estimer la production d'insectes benthiques présentant une seule période de reproduction annuelle. Cependant, ce modèle n'est applicable que dans le cas où taux de mortalité et taux de croissance demeurent constants, ce qui n'est pas le cas pour les Chironomides du lac de Port-Bielh. La méthode graphique d'Allen a donc été préférée pour le calcul de la production de deux espèces : *Psectrocladius*

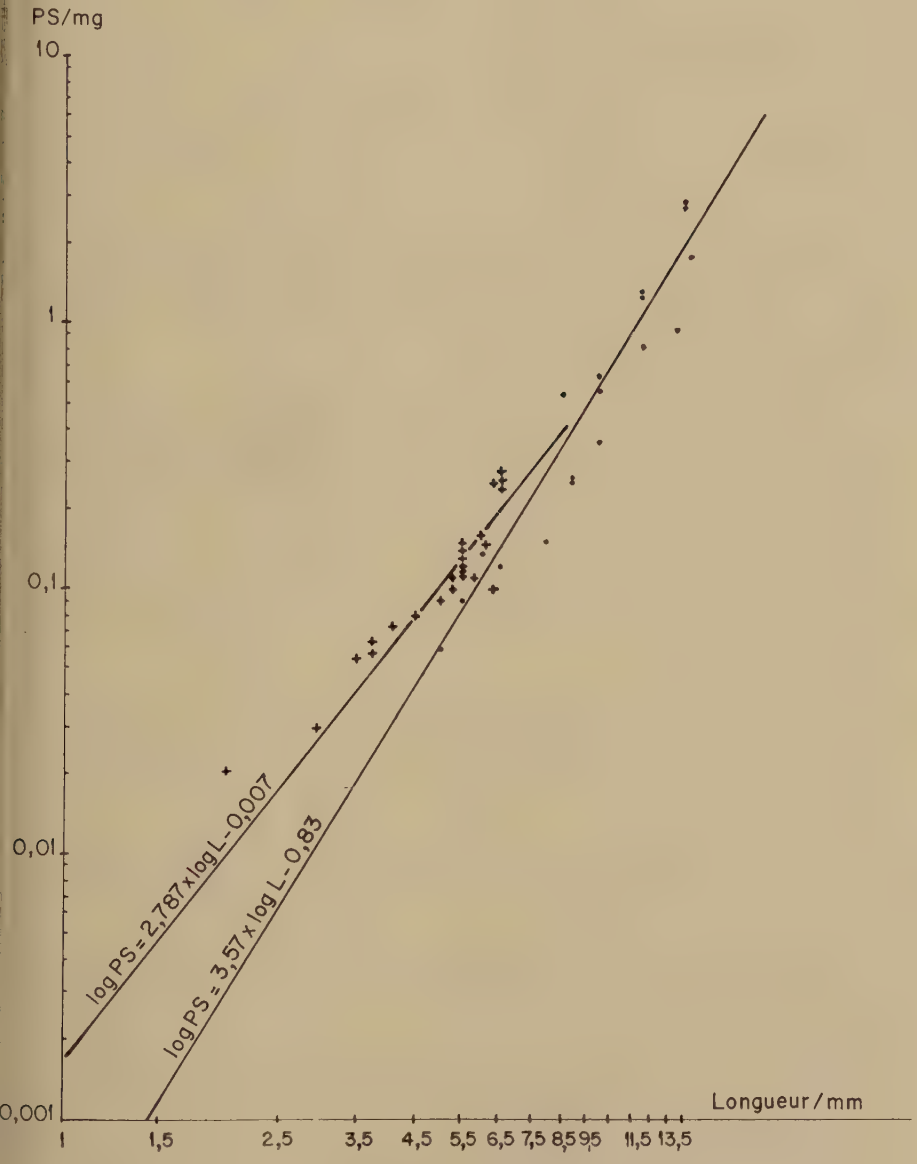


Fig. 30. — Droite de régression Taille-Poids sec des larves de *Psectrocladius sordidellus* et *Zavrelimyia melanura* (+) et de *Chironomus commutatus* (.).

sordidellus et *Zavrelimyia melanura* dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh.

4.1. **Psectrocladius sordidellus.**

— Les résultats des piégeages de 1968 montrent que 190 ♀/m² ont émergé.

— D'après les comptages effectués sur 10 ♀, chacune pond en moyenne 250 œufs.

— Si l'on admet que toutes les ♀ qui ont émergé pondent dans le lac, on peut évaluer à 48 000/m² le nombre d'œufs pondus. Or, en tenant compte de la mortalité larvaire en octobre et novembre, le nombre de larvules issues des pontes déposées au mois d'août peut être estimé à 10 000/m².

— Il y aurait ainsi 80 % des larvules qui ne survivent pas à l'éclosion, ce qui est comparable au résultat de Teal (1957 : 288) qui évalue à 87 % la perte subie lors de l'éclosion des œufs déposés par *Tanytarsus dives* (Johannsen) dans une source froide.

La figure 31 représente l'évolution annuelle du poids frais moyen d'un individu (abscisse) et celle de l'effectif de la population larvaire (ordonnée). Les points suivants apparaissent nettement sur cette courbe :

— l'essentiel de la production s'effectue durant les mois de septembre et octobre, période d'accroissement maximal des larves;

— ce métabolisme intense s'accompagne d'une mortalité larvaire élevée, sans doute attribuable, en partie, à l'activité des prédateurs;

— l'accroissement en poids est négligeable pendant toute la durée de l'hiver. Il reprend au début de l'été, juste avant les émergences;

— le taux de mortalité hivernal est très faible : en effet, entre le 31 janvier 1969 et le 5 juillet 1969, l'effectif de la population n'a pratiquement pas varié.

La surface délimitée par la courbe représente la production annuelle nette de la population de *Psectrocladius*. Cette production est de 5,05 g de Poids frais/m²/an dans la zone « littori-profonde », soit 7,6 kg de Poids sec/ha/an.

Le rapport de la production à la biomasse maxima atteinte par la population (P/B max.) est voisin de 1,65. Calculé par rapport à la biomasse larvaire du 5 juillet, la valeur de P/B est égale à 3,7. La biomasse des imagos qui ont émergé en 1969 représente environ 8 % de la production larvaire.

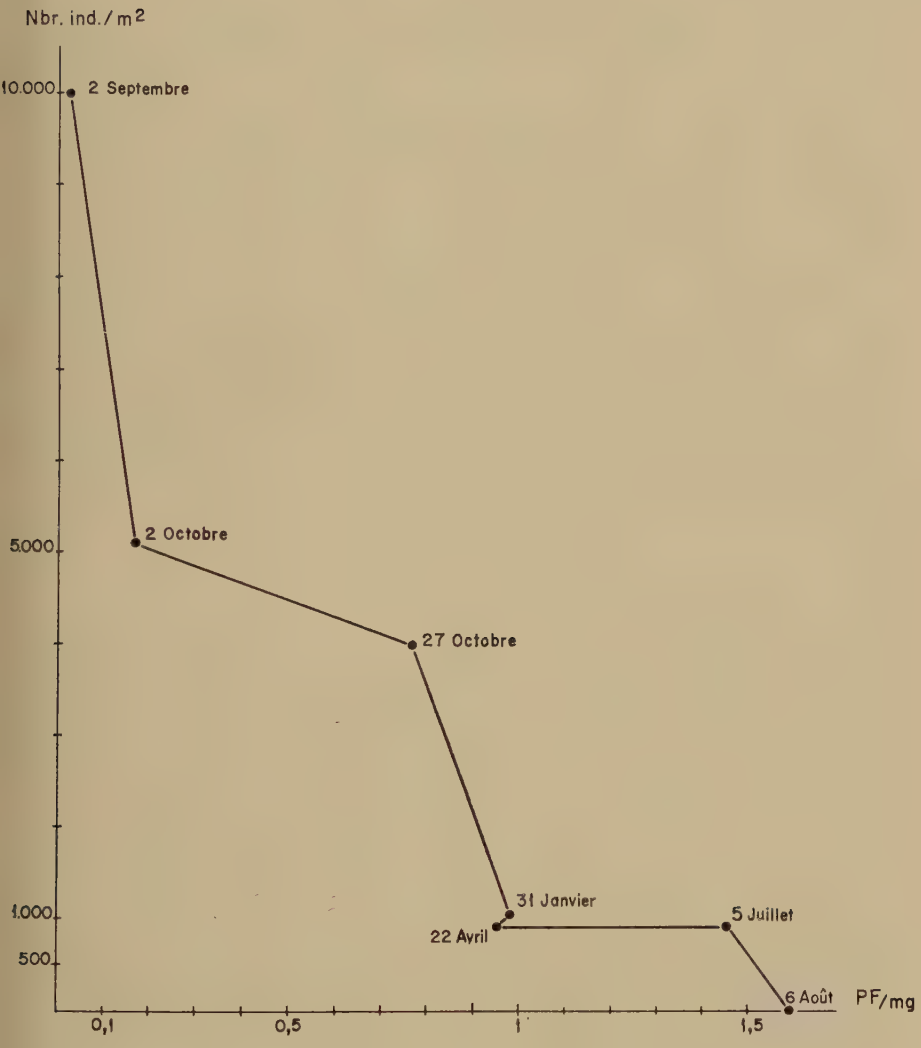


Fig. 31. — Evolution de la densité et du poids moyen des individus de la population larvaire de *Psectrocladius sordidellus*.

4.2. — **Zavrelimyia melanura.**

— 150 ♀/m² ont émergé en 1968 ; chacune porte en moyenne 180 œufs.

— Un calcul identique au précédent a permis d'évaluer à 2 000 le nombre de larves issues des pontes de ces femelles. Le nombre de larvules qui survivent à l'éclosion serait de l'ordre de 10 %.

La croissance automnale des larves de *Zavrelimyia* se prolonge plus longtemps que celle de *Psectrocladius*. La figure 32 révèle une augmentation en poids assez notable entre la fin du mois d'octobre et le 31 janvier. Taux de croissance et taux de mortalité sont également très faibles en hiver, époque à laquelle la majorité des larves ont pratiquement atteint leur taille maximale.

La production des larves de *Zavrelimyia* est de 1,80 g de Poids frais/m²/an soit 2,70 kg/Poids sec/ha/an. La valeur du rapport P/B max. (1,50) est du même ordre de grandeur que pour *Psectrocladius*. Le rapport P/B du 5 juillet, égal à 1,65 est par contre nettement plus faible, ce qui traduit les différences constatées dans le taux de mortalité et le rythme de croissance des deux espèces. La biomasse des imagos qui ont émergé en 1969 représentait environ 15 % de la production larvaire.

5. — CONCLUSIONS ET REMARQUES

1) Le développement des populations de *Psectrocladius sordidellus, Zavrelimyia melanura* et de *Chironomus commutatus* dans le lac de Port-Bielh se caractérise donc par :

— une période de vol de courte durée, la quasi-totalité des émergences s'effectuant en 10 ou 15 jours;

— une croissance rapide des larves pendant l'automne;

— un fort ralentissement, voire un arrêt de la croissance, au cours des sept mois d'hiver.

Pour les autres espèces de Chironomides qui colonisent la zone littori-profonde du lac de Port-Bielh, la brièveté des périodes de vol des imagos (*fig.* 20) ainsi que la récolte de leurs larves au stade IV avant le gel permettent de supposer des caractères de développement sensiblement identiques.

2) Il existe apparemment une bonne corrélation entre la croissance des larves et les conditions de milieu. La phase de croissance principale, en septembre et octobre, coïncide avec l'entrée du lac en isothermie, période pendant laquelle on enregistre les températures maximales au niveau du fond (10 - 13° C). La stagnation hivernale se caractérise au contraire par une basse température

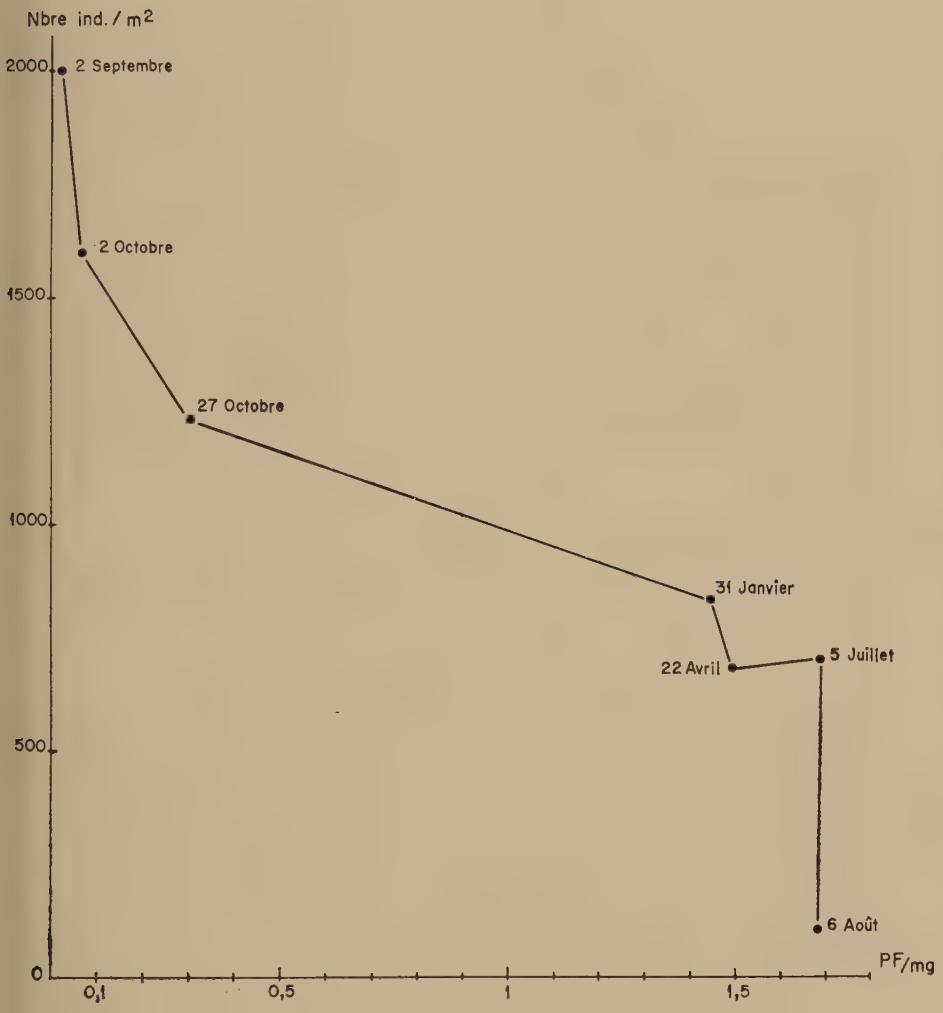


Fig. 32. — Evolution de la densité et du poids moyen des individus de la population larvaire de *Zavrelimyia melanura*.

(3,5 °C) et, à partir du mois de janvier, par un déficit important en oxygène dissous au contact de la vase. Dans ces conditions peu favorables, le métabolisme des larves est sans doute très ralenti, ce que confirment d'ailleurs les faibles taux de mortalité observés au cours de l'hiver.

La teneur en oxygène dissous constitue un facteur important pour la croissance des larves de Chironomides. Jonasson et Kristiansen (1967 : 214) ont montré que le déficit en oxygène de l'hypolimnion du lac Ersom, en été, inhibe davantage le développement des larves de *Chironomus anthracinus* que les faibles températures hivernales (2,2 - 4,4 °C). Des expériences effectuées sur le comportement de *Chironomus plumosus* (Walshe 1950) indiquent d'autre part que le temps consacré par les larves à la nutrition diminue en même temps que décroît la teneur en oxygène dissous : pour des taux supérieurs à 10 % de saturation, les larves de cette espèce ne se nourrissent pratiquement plus. Ceci explique le ralentissement et non l'arrêt de la croissance des larves de *Chironomus commutatus* qui, grâce à leur hémoglobine, supportent plus longtemps que *Ps. sordidellus* et *Z. melanura* le déficit progressif en oxygène jusqu'à un certain seuil qu'il serait intéressant de rechercher expérimentalement.

L'isothermie de printemps amène au contact du fond une eau relativement froide (4 - 6 °C) mais plus riche en oxygène dissous. Ces conditions se traduisent par une reprise de la croissance larvaire au cours du mois de juillet.

3) Les algues du phytoplancton sont généralement considérées comme une des sources de nourriture essentielles pour les larves de Chironomides.

Dans le lac Esrom, il existe une relation étroite entre la production primaire et l'augmentation en poids des larves de *Chironomus anthracinus* (Jonasson et Kristiansen 1967 : 201). Seul le pic de production estival ne correspond pas à une croissance des larves, la nourriture ne pouvant alors pas être utilisée, par suite des faibles teneurs en oxygène.

Le développement phytoplanctonique maximum du lac de Port-Bielh s'observe généralement entre le 15 et le 30 juillet. Il existe donc un décalage de plus d'un mois entre le pic de phytoplancton et la période de croissance larvaire. On peut supposer, dans ces conditions, que les matières organiques provenant de la décomposition des algues ou des apports exogènes constituent une part notable de la nourriture des larves de Chironomides. Les analyses réalisées au début de l'été et à l'automne ont d'ailleurs révélé une augmentation de la teneur en matière organique des sédiments (*fig.* 23). Les algues périphytiques qui se développent sur les *Nitella*

peuvent également constituer une source de nourriture importante; la distribution des Chironomides en profondeur (*fig.* 24 et 25) concorde assez bien avec le développement de *Nitella* dans le fond du lac.

4) *Ps. sordidellus* et *Z. melanura*, pour lesquelles des calculs de production ont été réalisés, représentent 44 % de la biomasse des larves de Chironomides de la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh avant les émergences (Tableau XVIII). Leur production annuelle peut être estimée à 6,85 g PF/m².

Il n'existe cependant pas de relation directe entre la biomasse des larves d'une population à la fin du développement et la production annuelle : pour les deux espèces considérées, la valeur de ce rapport est de 1,65 chez *Zavrelimyia* et atteint 3,71 chez *Psectrocladius*. La biomasse des larves à la nymphose ou la densité des adultes ne constituent donc pas de bons indicateurs de la productivité des espèces.

Il semble plus intéressant de considérer ici le rapport P/B max. Selon Borutski et al. (1971 : 188), ce rapport aurait une valeur à peu près constante chez les Chironomides. Compris entre 1,3 et 5,1, il est le plus souvent de 2,3 à 3,0 dans les exemples donnés par ces auteurs. Il atteint 1,50 et 1,65 pour les deux espèces étudiées dans le lac de Port-Bielh, ce qui les situe parmi les valeurs les plus faibles données par Borutski et al.

Dans le cas général, l'évaluation de la biomasse maximale est difficile et exige un échantillonnage fréquent, échelonné tout au long de l'année. Cependant, dans les lacs de montagne, pour la majorité des espèces univoltines, les biomasses maximales sont atteintes au début de l'hiver. Il nous semble donc intéressant, dans l'avenir, d'obtenir d'autres évaluations de ce rapport P/B max. Si la constante relative de ce rapport se révélait exacte, nous aurions, grâce à la connaissance de la biomasse maximale au début de l'hiver, un moyen rapide d'évaluer la production des Chironomides univoltins des lacs de haute montagne.

RÉSUMÉ

PREMIÈRE PARTIE : SYSTÉMATIQUE, ECOLOGIE, PHÉNOLOGIE

I. — Des données nouvelles sont apportées sur la systématique des larves, nymphes et imagos de plusieurs espèces de Chironomides.

1° La description de la nymphe de *Thienemannimyia northumbrica* permet de définir le groupe *northumbrica* caractérisé par la présence de 2 soies LS sur le segment I.

La présence d'un crochet nettement plus court que les autres à chaque pseudopode postérieur permet de distinguer sa larve.

2° La larve de *Paramerina divisa* se différencie de celle de *Zavrelimyia melanura* au niveau des crochets des pseudopodes postérieurs.

3° Les larves de *Ablabesmyia longistyla* et *A. monilis* se distinguent l'une de l'autre par la structure de leurs palpes maxillaires.

4° La nouvelle description des imagos ♂ et ♀ de *Psectrocladius barbatipes* permet de faire correspondre cette espèce à la nymphe décrite par Thienemann (1939) sous le nom de *Psectrocladius* sp. *connectens*. Il est créé pour cette espèce le nouveau sous-genre : *Mesopsectrocladius*, intermédiaire entre les sous-genres *Psectrocladius* s. str. et *Allopsectrocladius*.

5° *Chironomus commutatus*, connu jusqu'à ce jour par la seule formule chromosomique de la larve (Keyl 1960) est décrit à l'état imaginal (♂ et ♀), nymphal et larvaire. Ceci permet d'insérer cette espèce dans la clé de détermination de Strenzke (1959).

6° La nymphe de *Microtendipes britteni* est décrite et comparée à celle de *Microtendipes pedellus* var. *lividus*.

7° La nymphe de *Pentapedilum nubens* est décrite.

8° La larve de *Tanytarsus bathophilus* est décrite et la nymphe de cette espèce fait l'objet d'une nouvelle description.

9° La nymphe de *Tanytarsus miriforceps* est décrite et sa position taxonomique définie au sein du groupe VIII *norvegicus* (Reiss et Fittkau 1971).

II. — L'étude faunistique et biogéographique a permis d'établir les conclusions suivantes :

1° Ce travail porte à 116 le nombre d'espèces de Chironomides actuellement connues dans les Pyrénées.

2° 77 espèces de Chironomides ont été récoltées essentiellement dans les lacs des zones subalpine et alpine (2 050 m - 2 350 m) des Pyrénées. 18 (*) sont nouvelles pour la Faune de France; 14 (°) sont signalées pour la première fois dans la zone 2 de la *Limnofauna Europaea*.

3° Sur les 77 espèces, 54 plus franchement limnophiles, se répartissent ainsi : 10 Tanypodinae, 18 Orthocladiinae, 13 Chironomini, 13 Tanytarsini.

4° Du point de vue biogéographique, 10 espèces ont une répartition holarctique. Sur les 45 espèces à répartition paléarctique, 7 paraissent actuellement circonscrites à la région boréo-alpine, 1 à la région alpine;

une espèce enfin est cosmopolite. 13 formes sont récoltées préférentiellement dans les massifs montagneux probablement en raison du caractère sténotherme d'eau froide de leur larve. On remarque, tout comme dans les lacs de la chaîne alpine, l'absence de formes endémiques.

5° 85 % des espèces sont communes aux Alpes et aux Pyrénées. Toutefois, la faune froide caractéristique des lacs arctiques et des lacs alpins de haute altitude n'a pas été retrouvée dans les lacs pyrénéens de même niveau.

6° Au total, le peuplement des lacs pyrénéens échelonnés entre 2 100 et 2 350 m comprend, pour les deux tiers de ses espèces, des formes eurythermes. Il s'apparente beaucoup au peuplement des lacs alpins de moyenne altitude dont il possède en outre la même diversité spécifique.

III. — Le piégeage d'adultes a permis d'obtenir les résultats suivants :

1° Pour les espèces dont la taille de la nymphe est supérieure à 4 mm de long, le % d'exuvies observées dans les pièges par rapport aux imagos est de 68 à 102 %. La densité des émergences est représentative de la densité des larves pour la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh. Toutefois, la rentabilité des pièges utilisés décroît avec la taille des espèces.

2° La comparaison de deux pièges placés à la même profondeur révèle :

a) deux pièges sont nécessaires pour obtenir 80 % des espèces présentes dans un biotope déterminé;

b) dans la zone littorale non uniforme des lacs, des différences qualitatives et quantitatives importantes apparaissent pour les espèces secondaires (dont la densité représente 2 à 10 % des émergences totales);

c) dans la zone « littori-profonde » du lac de Port-Bielh s'il existe des différences qualitatives pour les espèces rares ($d < 2$ %), on obtient en revanche une bonne représentativité pour les formes dominantes ($d > 10$ %).

3° La température apparaît comme le facteur essentiel dans le déterminisme des émergences. Les lacs demeurent gelés sept mois par an en moyenne. En général, des adultes commencent à émerger dès que la température de l'eau atteint 7° C (environ 8 à 10 jours après la fusion de la glace). Dans une station donnée, la quasi-totalité des émergences s'effectue en 15 jours pour la plupart des espèces.

4° Les émergences sont d'autant plus précoces que le dégel survient plus tôt.

a) un décalage de 8-15 jours peut apparaître pour une même espèce, suivant le régime thermique des lacs où on la rencontre;

b) dans un même lac et pour une espèce donnée un retard de 15 jours peut exister en fonction de la profondeur;

5° Deux modes d'émergence ont été mis en évidence dans le lac de Port-Bielh.

a) dans la zone « littorale » (0-7 m) : longues périodes d'émergence avec un ou deux pics;

b) dans la zone « littori-profonde » (7-19 m) : courtes périodes d'émergence.

6° Dans leur quasi-totalité les espèces du lac de Port-Bielh sont univoltines. Deux espèces, les plus grandes, *Chironomus commutatus* et *Ch. plumosus,* sont semivoltines.

7° Des variations de la sex-ratio avec la profondeur ont été mises en évidence pour les quatre espèces dominantes de la zone littori-profonde. La sex-ratio est égale à 1 dans la zone de 10 m de profondeur (zone de densité maximale de peuplement). Au-delà le pourcentage de ♀ augmente chez *Zavrelimyia melanura, Psectrocladius sordidellus, Cricotopus pirifer,* et diminue chez *Chironomus commutatus.*

DEUXIÈME PARTIE : COMMUNAUTÉS ET PRODUCTION

IV. — Les communautés.

Une analyse mathématique des prélèvements a permis de mettre en évidence quatre communautés de Chironomides :

1. — Une communauté de la zone « littori-profonde » (7-19 m) du lac de Port-Bielh caractérisée par : *Tanytarsus bathophilus* associé à *Chironomus commutatus* et entre 17-19 m à *Chironomus plumosus.* Cette coexistence est déterminée par un déficit hivernal en O_2 *(Chironomus)* et une faible teneur des sédiments en matière organique *(Tanytarsus).*

2. — Une communauté de la zone « littorale » ($p < 1$ m) des lacs alpins (Alt. $> 2\,200$ m) caractérisée par l'association *Micropsectra contracta - Heterotrissocladius marcidus* et les espèces compagnes *Paratanytarsus austriacus - Microtendipes pedellus* var. *lividus.* Cette zone « littorale » doit son originalité à la nature du sédiment (texture et apports allochtones) : elle entraîne l'abondance de formes prédatrices libres (Tanypodinae, *Cryptocladopelma*) et la diminution des formes à fourreaux.

3. — Une communauté de la zone « profonde » ($p > 1$ m) des lacs alpins dont la température ne dépasse jamais 15 °C, caractérisée par l'association de deux espèces boréoalpines : *Cladotanytarsus* cf. *iucundus - Psectrocladius barbimanus* avec *Tanytarsus bathophilus* comme espèce compagne. La couche de vase uniforme favorise particulièrement l'installation de formes à fourreaux.

4. — Une communauté de la zone « profonde » des lacs subalpins (Alt. $< 2\,200$ m) caractérisée par l'association *Tanytarsus nemorosus - Psectrocladius barbatipes* avec *Limnochironomus pulsus* var. *objectans* comme espèce compagne.

Pendant deux mois, la température de ces lacs excède 15 °C et empêche l'installation d'espèces sténothermes strictes qui peuplent les lacs les plus élevés. Toutefois la température est trop basse pendant les dix autres mois pour permettre l'installation d'un grand nombre d'espèces de plaine.

En résumé, deux communautés, une « littorale » et une « profonde », caractérisent les lacs de la zone alpine. Malgré les dimensions modestes de ces lacs, leur peuplement en Chironomides est si différent qu'on ne peut les caractériser par une seule association.

Trois points sont apparus au cours de ces recherches :

— L'étude des *Tanytarsus* a mis en évidence le passage progressif entre les communautés depuis le lac Inférieur d'Estibère jusqu'au lac de Port-Bielh.

— La coexistence dans la zone profonde du lac de Port-Bielh de larves de *Chironomus* et de larves de *Tanytarsus* pose le problème de la position des lacs pyrénéens de haute altitude dans le système trophique de THIENEMANN basé sur l'écologie des larves de Chironomides. Les larves de *Tanytarsus* ne sont pas gênées par le déficit en O_2 lors de la stagnation hivernale, celles de *Chironomus*, et notamment celles de *Ch. plumosus* s'accommodent des conditions oligotrophes offertes par ce lac. Le lac de Port-Bielh, et son association inaccoutumée *Chironomus plumosus - Tanytarsus bathophilus* montre que les lacs de montagne doivent être définis en fonction de nouvelles bases.

— La nature des sédiments paraît jouer un rôle particulier. Dans les lacs étudiés le rapport C/N varie entre 7 et 15 : il est en moyenne proche de 10; les sédiments de ces lacs sont relativement riches en matières organiques (20 à 50 %) si on les compare aux lacs définis comme oligotrophes (STANGENBERG 1949; RYBAK 1968).

Nous sommes en présence de lacs oligotrophes à production pélagique faible mais dont les sédiments sont semblables à ceux de certains lacs eutrophes ou dystrophes.

Les conditions de milieu (t° et O_2) sont à l'origine de cette anomalie : les basses températures et le déficit en oxygène pendant les six à sept mois de gel ralentissent la minéralisation de la matière organique et peuvent expliquer la forte teneur en carbone organique du sédiment et le rapport C/N élevé.

Cela permet de mieux comprendre la position particulière de ces lacs en regard du schéma tenant compte du degré de trophie, de même que l'association *Chironomus - Tanytarsus* au fond du lac de Port-Bielh.

V. — Production.

57 espèces dont 32 Chironomides sont recensées dans le macrobenthos du lac de Port-Bielh. L'essentiel du peuplement est constitué par 3 Chironomides, *Chironomus commutatus, Zavrelimyia melanura, Psectrocladius sordidellus;* 2 Oligochètes, *Tubifex tubifex, Lumbriculus variegatus;* 1 *Pisidium, P. nitidum* et 1 Mégaloptère, *Sialis lutaria.*

Dans la zone « littori-profonde » la densité moyenne des organismes benthiques diminue progressivement avec la profondeur : elle est de 5 000 ind./m² à 7-8 m et de 1 400 ind./m² à 16-18 m.

Les Chironomides dominent entre 7 et 14 m où ils représentent 60 à 83 % du peuplement. Leur densité diminue progressivement jusqu'à —16 m (425 ind./m²) puis s'accroît dans les derniers mètres (900 ind./m²).

Les trois espèces : *Ps. sordidellus, Z. melanura, Ch. commutatus* constituent 77 % de la densité larvaire moyenne et plus de 84 % de la biomasse avant les émergences.

Ps. sordidellus et Z. melanura effectuent leur cycle en un an, *Ch. commutatus* a un cycle de développement qui dure deux ans.

Le développement des populations de ces trois espèces se caractérise par :

— une période de vol de courte durée, la quasi-totalité des émergences s'effectuant en 10 ou 15 jours;

— une croissance rapide des larves pendant l'automne, au moment de l'isothermie (10 - 13 °C);

— un fort ralentissement, voire un arrêt de la croissance au cours des sept mois d'hiver en relation avec une basse température (3,5 °C) et un déficit important en O_2 dissous au contact de la vase;

On observe un décalage de un mois entre le pic de phytoplancton et la période de croissance larvaire.

Ps. sordidellus et *Z. melanura*, pour lesquelles des calculs de production ont été réalisés, représentent 44 % de la biomasse des larves de Chironomides de la zone « littori-profonde » avant les émergences.

Leur production annuelle est estimée à 6,85 g PF/m² (5,05 g pour *Psectrocladius* et 1,8 g pour *Zavrelimyia*) soit 10,3 kg PS/ha.

La biomasse maximale dans les lacs de montagne et pour la majorité des espèces univoltines, est atteinte au début de l'hiver.

La valeur du rapport P/B max. atteint 1,65 pour *Ps. sordidellus* et 1,50 pour *Z. melanura*.

STUDIES ON THE LAKE-DWELLING CHIRONOMIDS (DIPTERA : CHIRONOMIDAE) OF THE MASSIF DE NÉOUVIELLE (HAUTES-PYRÉNÉES) FIRST PART: SYSTEMATICS, ECOLOGY, PHENOLOGY

I. Information on the systematics of the larvae, pupae and imagines of several species of Chironomidae was obtained.

1° The description of the pupa of *Thienemannimyia northumbrica* facilitates the definition of the group *northumbrica* which is distinguished by the presence of 2 filamentous hairs on the lateral edge of abdominal segment I (*fig.* 1c). The larva is distinguished by the presence of a distinct hook which is shorter than the others on each posterior pseudopod (*fig.* 1f).

2° The larva of *Paramerina divisa (larva nova)* is separated from that of *Zavrelimyia melanura* by the shape of the hooks on the posterior pseudopods (*fig.* 2e, f).

3° The larvae of *Ablabesmyia longistyla* and *A. monilis* are separated from one another by the structure of their maxillary palps (*fig.* 3).

4° A new description of the male and female imagines of *Psectrocladius barbatipes* is given and agrees with the pupa described by Thienemann (1939) under the name of *Psectrocladius* sp. *connectens*. The new sub-genus is established for this species: *Mesopsectrocladius*, intermediate between the sub-genera *Psectrocladius* s. str. and *Allopsectrocladius*.

5° *Chironomus commutatus*, known until now only by the chromosome formula of the larvae (Keyl 1960), is described in the adult (male and female), pupal and larval stages. It is now possible to insert this species in the key of Strenzke (1959).

6° The pupa of *Microtendipes britteni* is described and compared with that of *Microtendipes pedellus* var. *lividus*.

7° The pupa of *Pentapedilum nubens* is described.

8° The larva of *Tanytarsus bathophilus* is described for the first time and a new description of the pupa is given.

9° The pupa of *Tanytarsus miriforceps* is described and the taxonomic position of this species is stated to be in group VIII: *norvegicus* (Reiss and Fittkau 1971).

II. The following conclusions were made from the faunistic and biogeographical study:

1° 116 species of Chironomidae have now been recorded in the Pyrenees.

2° 77 species have been collected mainly from lakes in the subalpine and alpine zones of the Pyrenees (2 050-2 350 m). 18 (*) are new records for the "Faune de France"; 14 (°) are recorded for the first time in zone 2 of the *Limnofauna Europaea*.

3° 54 of the 77 species are limnophiles and are divided thus: 10 Tanypodinae, 18 Orthocladiinae, 13 Chironomini, 13 Tanytarsini.

4° From the biogeographical point of view, 10 species have a holarctic distribution. Among the 45 species with a palaearctic distribution, 7 appear to be limited to the boreoalpine region and 1 to the alpine region. One species has a cosmopolitan distribution. 13 forms were chiefly collected in the mountains probably because their larvae are cold-water stenotherms. The absence of endemic forms was noted.

5° 85 % of the species are common to the Alps and Pyrenees. However, the coldwater fauna which is typical of arctic lakes and alpine lakes at a high altitude has not been found in pyrenean lakes of the same level.

6° About two-thirds of the species in pyrenean lakes (altitude 2 100-2 350 m) are eurythermal forms. The specific diversity of the population is higher than that of alpine lakes of the same altitude and is close to that of alpine lakes of medium altitude (800-1 300 m).

III. The following results were obtained from the catches of adults in the funnel-traps (emergence traps):

1° For species with a pupal length greater than 4 mm, the ratio of exuviae to imagines varied betwen 68-102 %: 100 %. The density of emerging imagines was representative of larval density for the "littoral-profundal" zone of lake Port-Bielh. However the profitableness of the traps decreased with the size of the species.

2° A comparison of the catches of two funnel-traps placed at the same depth revealed that:

a) two traps are necessary to obtain 80 % of the species present in a specified biotope;

b) in the non-uniform littoral zone of lakes, important qualitative and quantitative differences were apparent for secondary species (the density of which represented 2-10 % of the total emerging imagines);

c) in the "littoral-profundal" zone of lake Port-Bielh, qualitative differences were found for the rare species ($d < 2\ \%$), but the catches were a good representation for the dominant forms ($d > 10\ \%$).

3° Temperature appeared to be the essential factor which determined emergence. The lakes remained frozen for an average of seven months a year. In general, the adults started to emerge as soon as the temperature of the water reached 7 °C (about 8-10 days after the melting of the ice). At a given station, emergence of almost all the adults was completed in 15 days for most species.

4° Emergence is much more precocious if the thaw is earlier:

a) a divergence of 8-15 days was recorded for the same species, according to the thermal regime of the lakes in which it was found;

b) in the same lake and for a given species, a delay of 15 days could exist as a function of depth.

5° Two modes of emergence were obvious in lake Port-Bielh:

a) in the "littoral" zone (0-7 m): a long period of emergence with one or two peaks;

b) in the "littoral-profundal" zone (7-19 m): a short period of emergence.

6° Nearly all the species in lake Port-Bielh are univoltine. The two largest species, *Chironomus commutatus* and *Ch. plumosus*, are semivoltine.

7° Variations in the sex-ratio with depth were obvious for the four dominant species of the "littoral-profundal" zone. The sex-ratio was equal to one in a zone of 10 m depth (zone of maximum population density). At greater depths, the percentage of females increased for *Zavrelimyia melanura, Psectrocladius sordidellus, Cricotopus pirifer*, and decreased for *Chironomus commutatus*.

SECOND PART: COMMUNITIES AND PRODUCTION

IV. Communities.

A mathematical analysis of the samples revealed four chironomid communities:

1. A community of the "littoral-profundal" zone (7-19 m) of lake Port-Bielh is distinguished by *Tanytarsus bathophilus* associated with *Chironomus commutatus* and between 17-19 m with *Chironomus plumosus*. This co-existence is determined by a winter deficit in O_2 *(Chironomus)* and the paucity of organic matter in the sediments *(Tanytarsus)*.

2. A community of the "littoral" zone (depth < 1 m) of alpine lakes (altitude > 2 200 m) is distinguished by the association *Micropsectra contracta - Heterotrissocladius marcidus* and the companion species *Paratanytarsus austriacus - Microtendipes pedellus* var. *lividus*. This "littoral" zone owes its originality to the nature of the sediment (texture and allochthonous deposit): it contains an abundance of free predatory species (Tanypodinae, *Cryptocladopelma*) and a scarcity of case-building species.

3. A community of the "profundal" zone (depth > 1 m) of alpine lakes, in which the temperature never exceeds 15 °C, is distinguished by two boreoalpine species: *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* - *Psectrocladius barbimanus* with *Tanytarsus bathophilus* as a companion species.

The bed of uniform mud particularly favours the case-building species.

4. A community of the "profundal" zone of sub-alpine lakes (altitude $< 2\,200$ m) is distinguished by the association *Tanytarsus nemorosus* - *Psectrocladius barbatipes* with *Limnochironomus pulsus* var. *objectans* as a companion species.

For two months the temperature of these lakes exceeds 15 °C and prevents the inclusion of strictly stenothermal species which are found in lakes at higher altitudes. However the temperature in the other ten months is too low to allow the inclusion of the large number of plain-dwelling species.

Therefore, two communities, a "littoral" and a "profundal", are characteristic of lakes of the alpine zone. In spite of the modest dimensions of these lakes, their chironomid populations are so different that they cannot be characterized by a single association.

Three points became apparent in the course of this study:

— In the study of *Tanytarsus*, there was obviously a progressive change between the communities of lake Inférieur d'Estibère and lake Port-Bielh.

— The co-existence of larvae of *Chironomus* and *Tanytarsus* in the profundal zone of lake Port-Bielh poses the problem of the position of pyreneans lakes in Thienemann's trophic system based on the ecology of chironomid larvae. The larvae of *Tanytarsus* are not restricted by the O_2 deficit in winter; the larvae of *Chironomus*, especially *Ch. plumosus* are suited to the oligotrophic conditions of the lake. Lake Port-Bielh and its unusual association between *Chironomus plumosus* - *Tanytarsus bathophilus* shows that the high mountain lakes ought to be defined as a function of new criteria.

— The role of the sediments. In the lakes which were studied, the ratio C/N varies betwen 7 and 15 with a mean close to 10; the sediments of theselakes are relatively rich in organic matter (20-50 %) if they are compared with lakes defined as oligotrophic (Stangenberg 1949; Rybak 1968).

We have oligotrophic lakes with a poor pelagic production but with sediments which are very similar to those of certain eutrophic or dystrophic lakes.

The environmental conditions (t° and O_2) are the source of this particularity: the low temperatures and oxygen deficit for six to seven months of frost retards the break down of organic matter and accounts for the high content of organic carbon in the sediment and the high ratio of C/N.

The above lead to a better understanding of the degree of trophisation of the sediments of these lakes, and also to an understanding of the unusual association betwen *Chironomus* - *Tanytarsus* in lake Port-Bielh.

V. Production

Of the 57 species recorded in the macrobenthos of lake Port-Bielh, 32 belong to the Chironomidae. The major part of the population is

formed by 3 chironomid species, *Chironomus commutatus, Zavrelimyia melanura, Psectrocladius sordidellus;* 2 species of oligochaetes, *Tubifex tubifex, Lumbriculus variegatus;* 1 species of *Pisidium, P. nitidum;* and 1 species of Megaloptera, *Sialis lutaria.*

In the "littoral-profundal" zone the mean density of benthic organisms decreases progressively with depth: it is 5 000 individuals/m² et 7-8 m and 1 400 individuals/m² at 16-18 m.

The chironomids were dominant between 7 and 15 m and formed 60-83 % of the population between these depths. Their density progressively decreased down to 16 m (425/m²), then increased at greater depths (900/m²).

The three species: *Ps. sordidellus, Z. melanura, Ch. commutatus,* formed 77 % of the mean larval density and more than 84 % of the biomass before emergence.

The life cycles of these three species are given: *Ps. sordidellus* and *Z. melanura* complete their cycle in a year, *Ch. commutatus* has a life cycle which takes two years.

The development of populations of these three species is characterized by:

a short flight period with almost the whole of emergence being completed in 10-15 days;

rapid growth of the larvae in autumn, which is the period of constant temperature (10-13 °C);

a sudden slowing up with a cessation of growth for the seven months of winter, in relation to low temperature (3-5 °C) and an important deficit in dissolved O_2 at the surface of the mud;

there is a time lag of a month between the peak in the phytoplankton and the period of larval growth.

Production was estimated for *P. sordidellus* and *Z. melanura,* species contributing 44 % to the biomass of the chironomid larvae in the "littoral-profundal" zone before emergence.

Their annual production was estimated to be 6.85 g. wet weight/m² (5.05 g. for *Psectrocladius* and 1.8 g for *Zavrelimyia*) or 10.3 kg dry weight/hect.

Maximum biomass in the moutain lakes and for most of the univoltine species is reached at the beginning of winter.

The value of the P/B max. ratio reached 1.65 for *Ps. sordidellus* and 1.50 for *Z. melanura.*

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE CHIRONOMIDEN DER SEEN IM NÉOUVIELLE-MASSIV (HAUTES-PYRÉNÉES) ERSTER TEIL : SYSTEMATIK, ÖKOLOGIE, PHÄNOLOGIE

I. — Von mehreren Chironomiden - Arten werden Imaginal - und Metamorphose-Stadien neu beschrieben und ihre systematische Stellung überprüft :

1° Die Beschreibung der Puppe von *Thienemannimyia northumbrica* ermöglicht die Aufstellung der Gruppe *northumbrica,* weil bei dieser Art. 2 LS-Borsten auf Segment I vorkommen.

2° Die Larven von *Paramerina divisa* und von *Zavrelimyia melanura* unterscheiden sich an den Klauen der hinteren Pseudopodien.

3° Die Larven von *Ablabesmyia longistyla* und *A. monilis* weichen in der Struktur ihrer Maxillarpalpen voneinander ab.

4° Die Neubeschreibung der ♂♂ und ♀♀ von *Psectrocladius barbatipes* zeigt dass diese Art mit der von THIENEMANN (1939) unter dem Namen *Psectrocladius* sp. *connectens* aufgeführten Form in zusammenhang steht. Für *Ps. barbatipes* wird die neue Untergattung *Mesopsectrocladius* aufgestellt, die eine vermittelnde Stellung zwischen den Subgenera *Psectrocladius* s. str. und *Allopsectrocladius* einnimmt.

5° *Chironomus commutatus* war bisher nur durch die Chromosomen-Formel seiner Larve bekannt (KEYL 1969). Eine Beschreibung von ♂, ♀, Puppe und Larve gestattet es, diese Art in den Bestimmungsschlüssel von STRENZKE (1959) einzufügen.

6° Die Puppe von *Microtendipes britteni* wird beschrieben und mit der von *M. pedellus* var. *lividus* verglichen.

7° Die Puppe von *Pentapedilum nubens* wird beschrieben.

8° Die Puppe von *Tanytarsus bathophilus* wird neu- und die Larve erstmalig beschrieben.

9° Die Puppe von *Tanytarsus miriforceps* wird beschrieben und ihre systematische Stellung in der Gruppe VIII, *norvegicus* (REISS und FITTKAU 1971) festgelegt.

II. — Faunistiche und biogeographische Untersuchungen ermöglichen folgende Feststellungen :

1° Die Zahl der bisher aus den Pyrenäen bekannten Chironomidenarten erhöht sich auf 116.

2° 77 Chironomidenarten wurden in den Seen, vor allem der subalpinen und alpinen Zone der Pyrenäen (2 050-2 350 m) gesammelt. 18 (*) sind neu für Frankreich, 14 (°) werden erstmals für die Zone 2 der *Limnofauna Europaea* gemeldet.

3° Die 54 eindeutig limnophilen von 77 im Untersuchungebiet festgestellten Arten, verteilen sich auf 10 Tanypodinae, 18 Orthocladiinae, 13 Chironomini und 13 Tanytarsini.

4° Davon sind zehn Arten holarktisch verbreitet. Von den 45 palaearctischen Formen scheinen gegenwärtig sieben auf die boreoalpine Region und eine auf die alpine beschränkt zu sein; eine Art ist ein Kosmopolit. Vermutlich kommen 13 Arten wegen der Kaltstenothermie ihrer Larven, nur in Hochgebirge vor. Bemerkenswert ist dass in stehenden Gewässer der Pyrenäen Endemiten fehlen, was auch für die Seen der Alpenkette gielt.

5° 85 % der festgestelten Arten kommen in den Alpen und Pyrenäen gemeinsam vor. Dennoch konnte die für die arktischen und zugleich hochalpinen Seen charakteristische kälteliebende Fauna in den Pyrenäenseen der entsprechenden Höhen nicht gefunden werden.

6° Insgesamt sind zwei Drittel der Besiedler der Pyrenäenseen im Bereich von 2 100-2 350 m eurytherme Arten. Hierin gleichen die Pyrenäengewässer den Alpenseen mittlerer Höhe, die auch einen ähnlichen Artenreichtum haben.

III. — Fallenfänge erbrachten folgende Resultate :

1° Für die Arten, deren Grösse 4 mm überschreitet, beträgt der auf die Imagines bezogen Anteil der in den Fallen nachgewiesenen Exuvien 68-102 %. Die Anzahl der gefangenen Imagines entspricht in der « Litoral-Profundal » - Zone des Port-Bielh Sees der dortigen Larvendichte. Allerdings nimmt die Fallenausbeute etwas mit der Grösse der Arten ab.

2° Der Vergleich von zwei über der gleichen Tiefe ausgehängten Fallen erbrachte folgendes Ergebnis :

a) Es sind zwei Fallen nötig um wenigstens 80 % der an einem Biotop vorkommenden Arten zu erhalten.

b) In der ökologisch stark differenzierten Uferzone der Seen treten beträchtliche qualitative und quantitative Unterschiede bei zweitrangigen Arten auf, d. h. bei solchen, die 2-10 % der Schlüpfrate ausmachen auf.

c) In der « Litoral-Profundal » — Zone des Port-Bielh Sees gibt es zwar qualitative Unterschiede bei seltenen Arten (D.<2 %) aber die Befunde für dominierende Formen (D.>10 %) sind eindeutig repräsentativ.

3° Die Temperatur scheint der auslösende Faktor für das Schlüpfen zu sein. Die Seen sind durchschnittlich sieben Monate im Jahr zugefroren. Im allgemein beginnen die Imagines zu schlüpfen, sobald die Temperatur 7 °C erreicht hat (ungefähr 8-10 Tage nach Aufgehen des Eises). In einem ökologisch gleichförmigen Bereich schlüpfen fast alle Tiere der meisten Arten in einer Spanne von zwei Wochen.

4° Das Schlüpfen erfolgt umso frühzeitiger, je eher das Auftauen einsetzt.

a) Je nach den thermischen Verhältnissen und der Höhenlage der Seen kann sich bei derselben Art die Schlupfzeit um ein bis zwei Wochen verschieben.

b) In Abhängigkeit von der Tiefe pflegt sich die Schlupfzeit einer Art in einem See bis zu zwei Wochen zu verzögern.

5° Das Schlüpfen vollzieht sich im Port-Bielh See in zwei verschiedene Weise :

a) in der « Litoralen » Zone (0-7 m), mit einer langen, ein- oder zweigipfligen,

b) in der « Litoral-Profundal » - Zone (7-19 m), mit einer kurzen, einfachen Schlüpfphase.

6° Fast alle Arten des Port-Bielh Sees haben einen einjährigen Entwicklungszyklus, die zwei grössten Arten, *Chironomus commutatus* und *Ch. plumosus*, aber einen zweijährigen.

7° Für vier der dominanten Arten der « Litoral-Profundal »-Zone werden Anderungen des Geschlechterverhältnis in Abhängigkeit von der Tiefe aufgezeigt. Die Sex-Ratio in der 10 m - Tiefen - Zone beträgt I (Zone maximaler Besiedlung). In grosseren Tiefen nimmt der Anteil der ♀♀ bei *Zavrelimyia melanura, Psectrocladius sordidellus* und *Cricotopus pirifer* zu, bei *Chironomus commutatus* jedoch ab.

ZWEITER TEIL :
CHIRONOMIDENGESELLSCHAFTEN UND PRODUKTION

IV. — Die Chironomidengesellschaften.

Eine mathematische Analyse der Proben ermittelte mehrere Chironomidengesellschaften.

1° Eine Gesellschaft der « Litoral-Profundal »-Zone (7-19 m). Sie ist im Port-Bielh See charakterisiert durch den mit *Tanytarsus bathophilus* gemeinsam vorkommenden *Chironomus commutatus*, der in den Tiefen zwischen 17 und 19 m durch *Chironomus plumosus* ersetzt wird. Diese Gesellschaft ergibt sich offenbar durch der winterlichen Sauerstoffmangel *(Chironomus)* sowie durch die Armut des Sediments an organischen Stoffen *(Tanytarsus)*.

2. Die Gesellschaft der « litoral »-Zone (Tiefe<1 m) der alpinen Seen (über 2 200 m NN). Sie ist durch *Micropsectra contracta, Heterotrissocladius marcidus* und durch die Begleitarten *Paratanytarsus austriacus* — *Microtendipes pedellus* var. *lividus* gekennzeichnet. Diese litorale Zone verdankt ihre Besonderheit der Beschaffenheit und der Zusammensetzung des Sedimentes sowie allochtoner Zufuhren. Für sie ist charakteristische eine Zunahme der räuberischen freilebenden Formen (Tanypodinae, *Cryptocladopelma*) und eine Abnahme der köcherbauenden.

3° Eine Gesellschaft der « Profundal »-Zone (Tiefe>1 m) alpiner Seen, deren Temperatur 15 °C nicht überschneitet. Sie ist gekennzeichnet durch die zwei boreoalpine Arten *Cladotanytarsus* cf. *iucundus* und *Psectrocladius barbimanus* und durch die Begleitart *Tanytarsus bathophilus*.
Das schlamminge Substrat begünstigt hier die köcherbauenden Formen.

4° Die Gesellschaft der « Profundal »-Zone (Tiefe>1 m) der subalpinen Seen (Höhe<2 200 m). Sie ist gekennzeichnet durch *Tanytarsus nemorosus* und *Psectrocladius barbatipes* mit der Begleitart *Limnochironomus pulsus* var. *objectans*. Die Temperatur überschreitet in diesen Seen während zwei monate 15 °C. Dieser Temperaturanstieg schliesst die ausgesprochen kaltstenothermen Arten aus, welche die höher gelegenen Seen besiedeln. Andererseits ist die Temperatur während der zehn übrigen Monate zu niedrig, um einer grösseren Zahl von Arten der Ebene das Vorkommen zu ermöglichen.
Zusammengefasst ergibt sich folgendes : Zwei Gesellschaften sind für die Seen der alpinen Zone charakteristisch, eine « litorale » und eine « profundale ». Trotz der bescheidenen Ausmasse dieser Sen ist ihre Chironomidenfauna so verschieden dass man sie mit einer Gesellschaft allein nicht charakterisieren kann.

Aufgrund der Untersuchungen ergeben sich drei Tatsachen :

— Das Artenspektrum der Gattung *Tanytarsus* ändert sich allmählich beim Übergang von der Gesellschaft des Unteren Estibère-Sees zu denen des Port-Bielh Sees.

— Das gleichzeitige Vorkommen von *Chironomus* - und *Tanytarsus* - larven in der Profundalzone des Port-Bielh Sees wirft die Frage auf, welche Stellung die Hochgebirgsseen der Pyrenäen in dem Trophiesystem Thienemanns einnehmen, das auf der Ökologie der Chironomidenlarven basiert.

Die Larven von *Tanytarsus* sind vermutlich nicht durch den 0_2-Mangel während der Winterstagnation beeinträchtigt und die von *Chironomus*, vor allem von *Ch. plumosus*, passen sich den hier gegebener oligotrophen Bedingungen an. Der Port-Bielh See und seine widersprüchliche Chironomiden Gesellschaft von *Chironomus plumosus* und *Tanytarsus bathophilus* zeigt, dass der Trophiestufendefinition von Gebirgsseen neu überdacht werden muss.

— Eine besondere Rolle scheint die Sedimentbeschaffenheit zu spielen. In den untersuchten Seen variiert das C/N-Verhältnis zwischen 7 und 15, im Mittel beträgt es 10. Die Sedimente sind relativ reich an organischer Substanz (20-50 %), wenn man sie mit Seen vergleicht, die als oligotroph definiert werden sind (Stangenberg 1949, Rybak 1968).

Wir haben in den Hoch-Pyrenäen oligotrophe Seen geringer pelagischer Produktion vor uns, deren Sedimente jedoch denen gewisser eutropher und dystropher der Ebene gleichen. Die Temperatur - und Sauerstoff - verhältnisse sind die Ursache dieser Besonderheit : Die niedrigen Temperaturen und das Sauerstoffdefizit während der sechs bis sieben Monate dauernder Eisbedekung verzögen die Mineralisation der organischen Materie und erklären den hohen Gehalt an organischem C sowie den hohen C/N-Wert im Sediment. So wird der hohe Trophiegrad des Sedimentes dieser Seen und das ungewöhnliche gemeinsame Vorkommens von *Chironomus* und *Tanytarsus* in der Tiefe des Port-Bielh Sees Verständlich.

V. — Produktion.

57 Tierarten, davon 32 Chironomiden wurden im Macrobenthos des Port-Bielh Sees festgestellt. Den Hauptanteil der Besiedler stellen die drei Chironomiden *Chironomus commutatus, Zavrelimyia melanura* und *Psectrocladius sordidellus,* zwei Oligochaeten, *Tubifex tubifex* und *Lumbriculus variegatus,* ferner die *Pisidum*-Art *P. nitidum* und die Megaloptere *Sialis lutaria.* In der « Litoral-Profundal »-Zone nimmt die Individuendichte des Zoobenthos mit der Tiefe ab. Sie beträgt 5 000 Individuen pro m^2 in 7-8 m Tiefe und 1 400 Individuen pro m^2 in 16-18 m Tiefe. Die Chironomiden dominieren zwischen 7 und 14 m. Hier stellen sie 60 bis 83 % der Besiedlung. Ihre Dichte nimmt dann bis zu 16 m hin ab (425 Individuen pro m^2), um im letzten Tiefenabschnitt wieder auf 900 Individuen pro m^2 aufzusteigen.

Die Arten *Ps. sordidellus, Z. melanura* und *Ch. commutatus* stellen 77 % der mittleren Larvendichte und vor dem Schlüpfen 84 % der Biomasse.

Ps. sordidellus und *Z. melanura* vollenden ihren Entwicklungszyklus in einem, *Ch. commutatus* in zwei Jahren. Die Entwicklung der Populationen dieser drei Arten ist durch eine kurze, 10-15 Tage dauerde Schlüpfzeit, und durch ein rasches Wachstum der Larven im Herbst zur Zeit der Isothermie (10-13 °C) charakterisiert.

Im Zusammenhang mit der niedrigen Temperatur und dem Sauerstoffmangel über dem Schlamm kommt das Wachstum während der Eisbedeckung allmählich zum Stillstand. Das Maximum des Larvenwachstum folgt dem Maximum der Phytoplanktonentwicklung in einen Abstand von einem Monat.

Von den Arten *Ps. sordidellus* und *Z. melanura* wurde die Produktion berechnet. Sie beträgt vor dem Schlüpfen 44 % der Chironomidenbiomasse in der « Litoral-Profundal »-Zone. Ihre Jahresproduktion wird

auf 6,85 g PF/m² geschätzt. Davon entfallen 5,05 g auf *Psectrocladius* und 1,8 g auf *Zavrelimyia*.

In den Seen der Pyrenäen sind die Biomasse-Werte der Arten mit einjährigem Entwicklungsszyklus bei Winterbeginn am grössten. Das Verhältnis Produktion/ maximale Biomasse erreicht bei *Ps. sordidellus* 1,65 und bei *Z. melanura* 1,50.

TRAVAUX CITÉS

Albu (P.). 1966. — Verzeichnis der bis jetzt aus Rumänien bekannten Chironomiden. *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 145-148.

Albu (P.). 1966 a. — Chironomide din Carpatii Românesti (I). *Studii Cerc. Biol. Seria Zool.*, 18 : 193-205.

Albu (P.). 1967. — Chironomide din Carpatii Românesti (II). *Studii Cerc. Biol. Seria Zool.*, 19 : 15-25.

Albu (P.). 1968. — Chironomide din Carpatii Românesti (IV). *Studii Cerc. Biol. Seria Zool.*, 20 : 539-546.

Albu (P.) et Botnariuc (N.). 1966. — Les Chironomides de la rivière de Chirnogi. *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 48-63.

Allen (K. R.). 1951. — The Horokiwi stream. A study of a trout population. *Fish. Bull. N. Z.*, 10 : 231 p.

Andersen (F. S.). 1946. — East Greenland lakes as habitats for Chironomid larvae. Studies on the Systematics and Biology of Chironomidae : II. *Meddr. Grönland*, 100 (10) : 1-65.

Andersen (F. S.). 1961. — Effect of density on animal sex-ratio. *Oikos*, 12 : 1-16.

Angelier (E.). 1961. — Les lacs de l'Estibère : remarques sur le peuplement des lacs de montagne. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 96 : 7-14.

Aubert (J.). 1965. — Les Plécoptères du Parc National suisse. *Ergebn. wiss. Unters. schweiz. NatnParks*, 10 (55) : 221-271.

Bause (E.). 1913 (1914). — Die Metamorphose der Gattung *Tanytarsus* und einiger verwandter Tendipedidenarten. Ein Beitrag zur Systematik der Tendipediden (Inaugural Dissertation 1913). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 2 : 1-126.

Beck (E. C.) et Beck (W. M. Jr). 1959. — A checklist of the Chironomidae (Insecta) of Florida (Diptera : Chironomidae). *Bull. Fla. St. Mus.*, 4/3 : 85-96.

Beck (E. C.) et Beck (W. M. Jr). 1966. — Chironomide (Diptera) of Florida. I. Pentaneurini (Tanypodinae). *Bull. Fla. St. Mus.*, 10 (8) : 305-379.

Belloc (E.). 1895. — Les lacs du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Ass. Fr. avancement des Sciences, Congrès de Bordeaux*, 1895 : 1-14.

Berczik (A.). 1966. — Chironomidenforschung in Ungarn. *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 136-144.

Berczik (A.). 1967. — Benthos-Chironomiden des Mosener Donauarmes (*Danubialia Hungarica*, XLI). *Opusc. Zool. Budapest*, VII : 45-54.

Berczik (A.). 1968. — Zur Kenntnis der Bachbewohnenden Chironomiden Ungarns. *Acta Zool. hung.*, 14 : 15-25.

Berg (C. O.). 1950. — Biology of certain Chironomidae reared from *Potamogeton*. *Ecol. Monogr.*, 20 : 83-101.

Berthélemy (C.). 1966. — Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elminthidae) des Pyrénées. *Annls Limnol.*, 2 (2) : 227-458.

Bertrand (H.). 1950. — Chironomides pyrénéens nouveaux pour la faune française. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 55 : 11-12.

Bertrand (H.). 1950 a. — Diptères Chironomides pyrénéens. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 55 : 153-155.

Bertrand (H.). 1950 b. — Récoltes de Diptères Chironomides dans les Pyrénées. *Vie et Milieu*, 1 (3) : 345-355.

Bertrand (H.). 1952. — Récoltes de Diptères Chironomides dans les Pyrénées (2e note). *Vie et Milieu*, 3 (3) : 314-321.

Bertrand (H.). 1953. — Diptères Chironomides pyrénéens (2e note). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 58 : 76-79.

Bertrand (H.). 1954. — Les insectes aquatiques d'Europe (Vol. II). *Encyclopédie entomologique*, Lechevalier, Paris, 547 p.

Bertrand (H.). 1955. — Sur la faune entomologique des Pyrénées. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 12 : 634-642.

Bertrand (H.). 1956. — Diptères Chironomides pyrénéens et espagnols. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 61 : 93-95.

Bonnet (L.). 1964. — Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 1 (2) : 123-408.

Borutzki (E. V.). 1939. — Dynamics of the biomass of *Chironomus plumosus* in the profundal of Lake Beloie (Russe avec résumé anglais). *Trudȳ limnol. Sta. Kosine*, 22 : 156-195.

Borutski (E. V.), Sokolova (N. Yv) et Yablonskaya (E. A.). 1971. — A review of soviet studies into production estimates of Chironomids. *Limnologica*, 8 : 183-191.

Botnariuc (N.) et Albu (P.). 1971. — Chironomids (Diptera) from Retezat Massif of the southern Carpathians, Romania. *Can. Ent.*, 103 (3) : 471-476.

Brajnikov (B.), Francis-Bœuf (C.) et Romanovsky (V.). 1943. — Techniques d'étude des sédiments et des eaux qui leurs sont associées. Hermann, *Actual. Sc. Ind.* n° 952, 110 p., Paris.

Brundin (L.). 1947. — Zur Kenntnis der schwedischen Chironomiden. *Ark. Zool.*, 39A (3) : 1-95.

Brundin (L.). 1949. — Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der bodenfaunistischen Charakterzüge schwedischer oligotropher Seen. *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 30 : 1-914.

Brundin (L.). 1956. — Zur Systematik der Orthocladiinae (Dipt. Chironomidae). *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 37 : 5-185.

Brundin (L.). 1956 a. — Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Südhalbkugel. Zugleich eine Theorie der produktionsbiologischen Bedeutung der glacialen Erosion. *Rept. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 37 : 186-235.

Bryce (D.). 1960. — Studies on the larvae of the british Chironomidae (Diptera), with keys to the Chironomidae and Tanypodinae. *Trans. Soc. Br. Ent.*, 14 : 19-62.

Buckley (B. R.) et Sublette (J. E.). 1964. Chironomidae (Diptera) of Louisiana. II. The Limnology of the upper part of cane river Lake, Natchitoches Parish, Louisiana, with particular reference to the emergence of Chironomidae. *Tulane Studies in Zoology*, 11 : 151-166.

Capblancq (J.) et Laville (H.). 1968. — Etude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 4 (3) : 275-324.

Capblancq (J.) et Laville (H.). 1971. — Etude de la productivité du lac de Port-Bielh (Pyrénées Centrales). *Proc. IBP/UNESCO Symposium on Productivity Problems Poland*, 6-12 mai 1970 (sous presse).

Cassagnau (P.). 1961. — Ecologie du sol dans les Pyrénées Centrales. Les biocénoses de Collemboles. Hermann, *Actual. Sc. Ind.* n° 1283, 235 p., Paris.

Coe (R. L.). 1950. — Family Chironomidae. In : Coe (R. L.), Freeman (P.) et Mattingly (P. F.). Handbooks for the identification of Bristish insects. Diptera 2 Nematocera : families Tipulidae to Chironomidae. *R. ent. Soc. Lond.*, 9 (2) : 121-207.

Décamps (H.). 1967. — Ecologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 3 (3) : 399-577.

Dittmar (H.). 1955. — Ein Sauerlandbach. *Arch. Hydrobiol.*, 50 : 305-552.

Dorier (A.). 1933. — Les métamorphoses de quelques Orthocladiinae recueillis en Dauphiné. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 25 : 191-203.

Dorier (A.). 1933 a. — Sur la biologie et les métamorphoses de *Psectrocladius obvius* Walk. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 25 : 205-215.

Duchaufour (P.). 1960. — Précis de pédologie. Masson et C^ie^, Editeur, Paris : 438 p.

Edmonson (W. T.) et Winberg (G. G.). 1971. — A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. *IBP Handbook n° 17 Blackwell, Oxford and Edinburgh :* 358 p.

Edwards (F. W.). 1929. — British non-biting midges (Diptera, Chironomidae. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 77 : 279-430.

Fittkau (E. J.). 1954. — *Trichocladius nivalis* Goetgh. Chironomidenstudien III. *Ber. limnol. Flußstn Freudenthal*, 6 : 17-27.

Fittkau (E. J.). 1954 a. — Die Gattung *Neozavrelia* Goetghebuer (Dipt. Chironomidae) Chironomidenstudien III. *Dt. Ent. Z.*, 1 : 162-179.

Fittkau (E. J.). 1962. — Die Tanypodinae (Dipt. Chironomidae). *Abh. Larvalsyst. Insekten*, 6 : 1-453.

Fittkau (E. J.) et Lehmann (J.). 1970. — Revision der Gattung *Microcricotopus* Thien. u. Harn. (Dipt. Chironomidae). *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 55 (3) : 391-402.

Fittkau (E. J.), Schlee (D.) et Reiss (F.). 1967. — Chironomidae in Illies (J.), *Limnofauna Europaea*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart : 346-381.

Ford (J. B.). 1959. — A study of larval growth, the number of instars and sexual differentiation in the Chironomidae (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), 34 : 151-160.

Freeman (P.). 1959. — Chironomidae from the Azores and Madeira. *Opusc. ent.*, 24 (1-2) : 117-124.

Goetghebuer (M.). 1919. — Observations sur les larves et les nymphes de quelques Chironomides de Belgique. *Annls. Biol. lacustre*, 9 : 51-78.

Goetghebuer (M.). 1927. — Diptères (Nématocères) Chironomidae, Tanypodinae. *Faune de France*, 15, Lechevalier éditeur, Paris, 84 p.

Goetghebuer (M.). 1928. — Diptères (Nématocères) Chironomidae III Chironomariae. *Faune de France*, 18, Lechevalier éditeur, Paris : 174 p.

Goetghebuer (M.). 1932. — Diptères Chironomidae IV. (Orthocladiinae, Corynoneurinae, Chinionidae, Diamesinae). *Faune de France*, 23, Lechevalier éditeur, Paris : 1-204.

Goetghebuer (M.). 1936. — Tendipedidae (Chironomidae). a) Sub-familiae Pelopiinae (Tanypodinae). A. Die Imagines. In : Lindner, *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 13 b : 1-50.

Goetghebuer (M.). 1940-1950. — Tendipedidae (Chironomidae). f) Subfamilie Orthocladiinae. A. Die Imagines. In Lindner, *Die Fliegen der paläarktischen Region*, 13 g : 1-208.

Goetghebuer (M.) et Timon David (J.). 1937. — Contribution à l'étude des Diptères halophiles et halobies du littoral méditerranéen. Chironomides et Cératopogonides de l'Ilot de Planier. *Bull. Annls. Soc. r. ent. Belg.*, 77 : 409-416.

Gouin (F.). 1935-1936. — Quelques Chironomides d'Alsace et de Lorraine; répartition géographique et essai de classification écologique. *Bull. Ass. philomath. Als. Lorr.*, 8 : 187-192.

Gouin (F.). 1936. — Métamorphoses de quelques Chironomides d'Alsace et de Lorraine avec la description de trois espèces nouvelles par M. Goetghebuer. *Rev. franç. Ent.*, 3 : 151-174.

Gouin (F.). 1937. — Métamorphoses de quelques Chironomides. *Rev. franç. Ent.*, 4 : 54-60.

Gouin (F.). 1956. — *Parametriconemus stylatus* K. et *Parametriconemus arciger* K. (Diptères Némat., Chironomidae), deux espèces ou deux variétés ? *Bull. Ass. philomath. Als. Lorr.*, 9 : 194-198.

Grandilewskaja-Decksbach (M. L.). 1935. — Materialen zur Chironomidenbiologie Verschiedener Becken. Zur Frage über die Schwankungen der Anzahl und der Biomasse der Chironomidenlarven. (Russe avec résumé allemand.) *Arb. limnol. Sta. Kossino*, 19 : 145-182.

Grodhaus (G.). 1971. — Sporadic parthenogenesis in three species of *Chironomus* (Diptera). *Can. Ent.*, 103 : 338-340.

Hansen (K.). 1959. — The terms Gyttja and Dy. *Hydrobiologia*, 13 : 309-315.

Hansen (K.). 1961. — Lake types and lake sediments. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14 : 285-290.

Hennig (W.). 1950. — Die larvenformen de Dipteren. 2 Teil. Akademie-Verlag, Berlin : 458 p.

Hirvenoja (M.). 1962. — *Cladotanytarsus*-Arten (Dipt., Chironomidae) aus Finnisch-Lappland. *Ann. Ent. Fenn.*, 28 : 173-181.

Hirvenoja (M.). 1963. — *Microtendipes nigellus* n. sp. (Dipt., Chironomidae). *Ann. Ent. Fenn.*, 29 : 247-249.

Hirvenoja (M.). 1963 a. — *Tanytarsus aptus* n. sp. (Dipt. Chironomidae). *Ann. Ent. Fenn.*, 29 : 50-52.

Hirvenoja (M.). 1967. — Note on the arthropod fauna of Spitsbergen I.7. Chironomidae and Culicidae (Dipt.) from Spitsbergen. *Ann. Ent. Fenn.*, 33 : 52-61.

Humphries (C. F.). 1938. — The chironomid Fauna of the Grosser Plöner See, the relative density of its members and their emergence period. *Arch. Hydrobiol.*, 33 : 535-584.

Hutchinson (G. E.). 1967. — A treatise on Limnology. Volume II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley and Sons, New York ; 1 115 p.

Iyengar (V. K.S.), Davies (D. M.) et Kleerekoper (H.). 1963. — Some relationships between Chironomidae and their substrate in nine frehswater lakes of southern Ontario, Canada. *Arch. Hydrobiol.*, 59 : 289-310.

JACCARD (P.). 1902. — Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. vaud. Sc. Nat.*, 38 : 69-130.

JOHANNSEN (O. A.). 1937. — Aquatic Diptera : Part IV Chironomidae : subfamily Chironominae. *Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta.*, 210 : 1-56.

JONASSON (P. M.). 1954. — An improved funnel trap for capturing emerging aquatic insects with some preliminary results. *Oikos*, 5 : 179-188.

JONASSON (P. M.). 1961. — Population dynamics in *Chironomus anthracinus* Zett. in the profundal zone of lake Esrom. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14 : 196-203.

JONASSON (P. M.). 1965. — Factors determining population size of *Chironomus anthracinus* in lake Esrom. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 139-162.

JONASSON (P. M.) et KRISTIANSEN (J.). 1967. — Primary and secondary Production in lake Esrom. Growth of *Chironomus anthracinus* in relation to seasonal cycles of Phytoplankton and dissolved oxygen. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 52 : 163-217.

KAJAK (Z.). 1967. — Remarques sur les méthodes d'investigations de la production du benthos (Polonais avec résumé anglais). *Ekol. Pol. Ser. B*, XIII (2) : 173-195.

KEYL (H. G.) et KEYL (L.). 1959 (1960). — Die cytologische Diagnostik der Chironomiden I. Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. *Arch. Hydrobiol.*, 56 : 43-57.

KEYL (H. G.). 1960 (1961). — Die cytologische Diagnostik der Chironomiden II. Diagnosen der Geschwisterarten *Chironomus acidophilus* n. sp. und *Ch. uliginosus* n. sp. Bestimmungsmerkmale von *Ch. commutatus* Str. und *Ch. obtusidens* Goetgh. *Arch. Hydrobiol.*, 57 : 187-195.

KIEFFER (J. J.). 1911. — Nouvelles descriptions de Chironomides obtenus d'éclosion. *Bull. Soc. Hist. nat. Metz*, (3. Série), 3 : 1-60.

KIEFFER (J. J.). 1923. — Chironomides nouveaux ou peu connus de la région paléarctique (suite). *Annls. Soc. scient. Brux.*, 42 : 138-179.

KONSTANTINOV (A. C.). 1956. — Systématique des larves et nymphes de *Chironomus* Meig. (russe). *Trudȳ Saratov. Otd. Vniork*, 4 : 150-191.

KOWNACKA (M.) et KOWNACKI (A.). 1967. — *Parametriocnemus boreoalpinus* Gouin et Thienemann 1942 (Tendipedidae, Diptera) new species for the Tatra Mts. *Acta Hydrobiol. Krakow*, 9 : 187-191.

KOWNACKI (A.) et KOWNACKA (M.). 1965. — The bottom fauna of the lakes Morskie Oko and Wielki Staw in the polish Tatra mountains. *Limnol. Invest. in the Tatra Mts and Dunajec River Basin Krakow*, 11 : 33-38.

KOWNACKI (A.) et KOWNACKA (M.). 1968. — Die Larve des *Nilotanypus dubius* (Meigen) 1804 (Diptera, Chironomidae). *Acta hydrobiol. Krakow*, 10 (3) : 343-347.

KRÜGER (F.). 1945. — Eutanytarsariae der *gregarius*-gruppe (Dipt. Chironomidae) aus Schleswig-Holstein. (Tanytarsarienstudien IV). *Arch. Hydrobiol.*, 40 : 1084-1115.

LAVANDIER (P.) et DUMAS (J.). 1970. — Etude écologique de la faune aquatique de la cressonnière d'Agos (Hautes-Pyrénées). Cycles de développement. Répartition. Thèse 3e cycle. Biol. anim., 30 juin 1970. Toulouse.

LAVILLE (H.). 1965. — *Micropsectra foliata* n. sp. Une nouvelle espèce de Chironomidae. *Annls Limnol.*, 1 (1) : 73-81.

LAVILLE (H.). 1966. — Chironomides du massif de Néouvielle (Pyrénées Centrales), (Diptères). *Annls Limnol.*, 2 (1) : 203-216.

LAVILLE (H.). 1970. — Some Chironomidae (excl. Diamesinae) from Southern Spain (Insecta, Diptera). *Steenstrupia Copenhagen*, 1 : 21-23.

LAVILLE (H.). 1971. — Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). Première partie : Systématique, Ecologie, Phénologie. *Annls Limnol.*, 7 (2) : 173-332.

LAVILLE (H.) et TOURENQ (J. N.). 1968. — Nouvelles récoltes de Chironomides en Camargue et dans les Marismas du Guadalquivir (Diptères). *Annls Limnol.*, 4 (1) : 73-80.

LEGER (L.). 1933. — Les premiers aspects de la vie dans les eaux de montagne. Les couvertures biologiques. *P.-v. Soc. dauphin. Etud. biol., Grenoble*, 205 (année 1932) : 133-140.

LEHMANN (J.). 1969. — Die europäischen Arten der Gattung *Rheocricotopus* und drei neue Artvertreter dieser Gattung aus der Orientalis (Diptera, Chironomidae). *Arch. Hydrobiol.*, 66 : 348-369.

LEHMANN (J.). 1971. — Die Chironomiden der Fulda (Systematische, ökologische und faunistische Untersuchungen). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 37 (4) : 466-555.

LELLAK (J.). 1968. — Positive phototaxis der Chironomiden-Larvulae als regulierender Faktor ihrer Verteilung in stehenden Gewässern. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 84-96.

LENZ (Fr.). 1927. — Chironomiden aus norwegischen Hochgebirgsseen. Zugleich ein Beitrag zur Seetypenfrage. *.Nyt. Mag. Naturvid.*, 66 : 111-192.

LENZ (Fr.). 1936. — Die Metamorphose der Pelopiinae (Tanypodinae). In : LINDNER, *Die Fliegen der paläearctischen Region*, 13 b : 51-78.

LENZ (Fr.). 1941. — Die Jugendstadien der Sectio Chironomariae (Tendipedini) connectentes (Subf. Chironominae = Tendipedinae). Zusammenfassung und Revision. *Arch. Hydrobiol.*, 38 : 1-69.

LENZ (Fr.). 1954. — Die Bodenfauna des Lago Maggiore und ihre Lebensbedingungen. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, Suppl. 8 : 273-322.

LENZ (Fr.). 1955. — Der Lago Maggiore und die kennzeichnende Bedeutung seiner Bodenfauna. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, Suppl. 8 : 183-203.

LENZ (Fr.). 1959. Zur Metamorphose und Ökologie der Tendipediden-Gattung *Paracladopelma*. *Arch. Hydrobiol.*, 55 : 429-449.

LINDEBERG (B.). 1958. — A parthenogenetic race of *Monotanytarsus boreoalpinus* Th. from Finland. *Ann. Ent. Fenn.*, 24 : 35-38.

LINDEBERG (B.). 1958 a. — A new trap for collecting emerging insects from small rockpools, with some examples of the results obtained. *Ann. Ent. Fenn.*, 24 : 186-191.

LINDEBERG (B.). 1963. — Taxonomy, biology and biometry of *Tanytarsus curticornis* Kieff and *T. brundini* n. sp. (Dipt., *Chironomidae*). *Ann. Ent. Fenn.*, 29 : 118-130.

LINDEBERG (B.). 1970. — Tanytarsini (Diptera, Chironomidae) from northern Fennoscandia. *Ann. Zool. Fenn.*, 7 : 303-312.

LINDEBERG (B.). 1971. — Parthenogenetic strains and unbalanced sex ratios in Tanytarsini (Diptera, Chironomidae). *Ann. Zool. Fenn.*, 8 : 310-317.

LUNDBECK (J.). 1936. — Untersuchungen über die Bodenbesiedlung der Alpenrandseen. *Arch. Hydrobiol.*, 10 : 207-358.

MACAN (T. T.). 1949. — Survey of a moorland fishpond. *J. Anim. Ecol.*, 18 : 160-186.

MACAN (T. T.). 1970. — Biological studies of the english lakes. Longman Group Lts., London, 1970 : 260 p.

MACAN (T. T.) et MAUDSLEY (R.). 1969. — Fauna of the stony substratum in lakes in the English Lake District. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 173-180.

MARCUZZI (G.). 1949. — Contributions to the knowledge of Tendipedidae of Padova and Venice. *Hydrobiologia*, 1 : 183-209.

MEUCHE (A.). 1939. — Die Fauna im Algenbewuchs. *Arch. Hydrobiol.*, 34 : 349-520.

MILLER (R. B.). 1941. — A contribution to the ecology of the Chironomidae of Costello Lake Algonquin Park, Ontario. *Publs. Ont. Fish. Res. Lab.*, 60 : 1-63.

MOELLER (J.). 1964. — Über die temperaturabhänbige Variabilität der Pigmentierung von *Chironomus halophilus* Kieff. (Revision der gattung *Chironomus II*). *Arch. Hydrobiol.*, 60 : 358-365.

MORGAN (N. C.). 1958. — Insect emergence from a small Scottish loch. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 823-825.

MORGAN (N. C.) et WADDEL (A. B.). 1960. — Chironomidae (Diptera) new to Perthshire including some species new to Britain. *Entomologist*, 93 : 62-69.

MORGAN (N. C.) et WADDEL (A. B.). 1961. — Diurnal variation in the emergence of some aquatic insects. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 113 : 123-137.

MORGAN (N. C.), WADDEL (A. B.) et HALL (W. B.). 1963. — A comparison of the catches of emerging aquatic insects in floating box and submerged funnel traps. *J. Anim. Ecol.*, 32 : 203-219.

MOTHES (G.). 1966. — Die Tanypodinen (Diptera, Chironomidae) des Stechlinsees. *Limnologica*, 4 : 13-25.

MOTHES (G.). 1966 a. — Die makroskopische Bodenfauna des oligotrophen Stechlinsees im Vergleich zu eutrophen Nachbarseen. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 16 : 258-262.

MOTHES (G.). 1968. — Einige ökologisch interessante Arten aus dem Stechlinseegebiet. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 92-96.

MOTHES (G.). 1971. — Probleme der Ernährung sympatrischer Chironomiden-Gruppen. *Limnologica*, 8 : 193-199.

MUNDIE (J. H.). 1956. — Emergence traps for aquatic insects. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 7 : 13 p.

MUNDIE (J. H.). 1957. — The ecology of Chironomidae in storage reservoirs. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 109 : 149-232.

NEESS (J.) et DUGDALE (R. C.). 1959. — Computation of production for populations of aquatic midge larvae. *Ecology*, 40 : 425-430.

NOCENTINI (A. M.). 1966. — Struttura e dinamica della fauna macrobentonica litorale et sublitorale del lago di Mergozzo. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 20 : 209-259.

NUSSBAUM (F.). 1934. — Die Seen der Pyrenäen. *Mitt. naturf. Ges. Bern* : 1-184 + 7 pl.

ODUM (E. P.). 1950. — Bird populations of the Highlands (Nord Carolina) plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology*, 31 : 587-605.

Oliver (D. R.). 1964. — A limnological investigation of a large arctic lake, Nettiling Lake, Baffin Island. *Arctic*, 17 : 69-83.

Oliver (D. R.). 1968. — Adaptation of Arctic Chironomidae. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 111-118.

Pagast (F.). 1931. — Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma-Sees in Kurland. *Folia zool. hydrobiol.*, 3 : 199-248.

Pagast (F.). 1947. — Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, 41 : 435-596.

Palmen (E.). 1961. — Eine parthenogenetische Rasse von *Tanytarsus norvegicus* (Kieff) Brund. (Dipt., Chironomidae) aus dem oligohalinen Brackwasser des Finnischen Meerbusens. *Ann. Ent. Fenn.*, 27 : 45-50.

Pechlaner (R.). 1966. — Die Finstertaler Seen (Kühtai, Osterreich). I. Morphometrie, Hydrographie. Limnophysik und Limnochemie. *Arch. Hydrobiol.*, 62 : 165-230.

Pechlaner (R.). 1970. — The Production Processes in two Highmountain Lakes of Tirol. *IBP/UNESCO. Symposium on Production problems in Freshwaters and interim results at Kazimierz-Dolny, Poland, May 1970* : 337-346.

Pennak (R. W.). 1955. — Comparative limnology of eight Colorado mountain lakes. *Univ. Colo. Stud., Ser. Biol.*, 2 : 1-75.

Pesta (O.). 1929. — Der Hochgebirgsseen der Alpen. *Die Binnengewässer*, 8 : 1-156.

Reiss (F.). 1965. — *Micropsectra praecox* Meig. und *Micropsectra contracta* n. sp. (Diptera, Chironomidae). Chironomidenstudien III. *Arch. Hydrobiol.*, 61 : 228-241.

Reiss (F.). 1968. — Ökologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden (Diptera) des Bodensees. Ein Beitrag zur lakustrischen Chironomidenfauna des nördlichen Alpenvorlandes. *Arch. Hydrobiol.*, 64 : 176-323.

Reiss (F.). 1968 a. — Verbreitung lakustrischer Chironomiden (Diptera) des Alpengebietes. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 119-125.

Reiss (F.). 1968 b. — Beitrag zur Taxonomie und Phylogenie palaearktischer *Neozavrelia*-Arten (Diptera, Chironomidae) mit der Beschreibung zweier neuer Arten aus Afghanistan und den Alpen. *Gewäss. Abwäss.*, 47 : 7-19.

Reiss (F.) et Fittkau (E. J.). 1971. — Taxonomy and ecology of European distributed *Tanytarsus*-species (Chironomidae, Diptera). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 40 : 75-300.

Rempel (J. G.). 1936. — The life history and morphology of *Chironomus hyperboreus*. *J. Biol. Bd. Can.*, 2 : 209-221.

Rey (J.). 1968. — Ecologie des Cladocères du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Annls Limnol.*, 4 (3) : 325-356.

Roback (S. S.). 1969. — Notes on the food of Tanypodinae larvae. *Ent. News.*, 80 : 13-19.

Rybak (J. I.). 1969. — Bottom sediments of the lakes of various trophic type. *Ekol. Pol.*, (A), XVII (35) : 611-662.

Saether (O. A.). 1967. — Notes on the bottom fauna of two small lakes in Northern Norway. *Nytt. Mag. Zool.*, 14 : 96-124.

Saether (O. A.). 1968. — Chironomids of the Finse Area, Norway, with special reference to their distribution in a glacier brook. *Arch. Hydrobiol.*, 64 : 426-483.

SAETHER (O. A.). 1969. — Some nearctic Podonominae, Diamesinae and Orthocladiinae (Diptera : Chironomidae). *Fish. Res. Bd. Can., Bull. 170* : 1-154.

SANDBERG (G.). 1969. — A quantitative study of Chironomid distribution and emergence in Lake Erken. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 35 (2) : 119-201.

SCHLEE (D.). 1966. — Präparation und Ermittlung von Messwerten an *Chironomidae* (Diptera). *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 169-193.

SCHLEE (D.). 1968. — Vergleichende Merkmalanalyse zur *Corynoneura*-Gruppe (Diptera, Chironomidae). Zugleich eine allgemeine Morphologie der Chironomiden-Imago ♂. *Stuttgarter Beitr. zur Naturk.*, 180 : 1-150.

SCHWOERBEL (J.). 1966. — Methoden der Hydrobiologie. Kosmos. Gesellschaft der Naturfreunde Franckh'sche Verlagshandlung. Stuttgart : 207 p.

SCOTT (W.) et OPDYKE (D. E.). 1941. The emergence of insects from Winona Lake. *Invest. Indiana Lakes Streams*, 2 : 5-15.

SERRA-TOSIO (B.). 1964. Quelques Diamesini (Diptères Chironomidae) du Dauphiné et du Vivarais. Description de quatre espèces nouvelles. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 56 : 29-52.

SERRA-TOSIO (B.). 1967. – Taxonomie et écologie des *Diamesa* du groupe *latitarsis* (Diptera, Chironomidae). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 57-58, années 1965/66 : 65-91.

SERRA-TOSIO (B.). 1968. — Taxonomie phylogénétique des *Diamesini* : les genres *Potthastia* Kieffer, *Sympotthastia* Pagast, *Parapotthastia* n. g. et *Lappodiamesa* n. g. (Diptera, Chironomidae). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 59-60, années 1967/68 : 117-164.

SERRA-TOSIO (B.). 1969. — Un Chironomide pyrénéen à antennes réduites : *Diamesa lavillei* n. sp. (Diptera). *Annls Limnol.*, 5 : 163-186.

SERRA-TOSIO (B.). 1970. — Les *Diamesa* du groupe *dampfi*. Description d'une espèce nouvelle (Diptera, Chironomidae). *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 61, année 1969 : 107-146.

SERRA-TOSIO (B.). 1970 a. — Quelques aspects écologiques du peuplement d'une petite mare. *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble*, 61, année 1969 : 33-67.

SERRA-TOSIO (B.). 1971. — Contribution à l'étude taxonomique, phylogénétique, biogéographique et écologique des Diamesini (Diptera, Chironomidae) d'Europe. *Thèse, Grenoble, C.N.R.S., AO 5 990* : 462 p.

SOKOLOVA (N. Ju.). 1968. — Über die Ökologie der Chironomiden im Utscha-Stausee. *Ann. Zool. Fenn.*, 5 : 139-143.

SØRENSEN (T.). 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Biol. Skr.*, 5 : 1-34.

SOUTHWOOD (T. R. E.). 1966. — Ecological Methods, with particular reference to the study of Insect Populations. Methuen and Co., London, XVIII + 391 p.

STAHL (J. B.). 1966. — Characteristics of a north american *Sergentia* lake. *Gewäss. Abwäss.*, 41-42 : 95-122.

STANGENBERG (M.). 1949. – Nitrogen and carbon in the bottom-deposits of lakes and in the soils under carp-ponds. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 10 : 422-437.

Steinböck (O.). 1938. — Arbeiten über die Limnologie der Hochgebirgsgewässer. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 37 : 467-509.

Steinböck (O.). 1953. — Ein neuer Seentyp : der kryoeutrophe See. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 7 : 153-163.

Steinböck (O.). 1958. — Grundsätzliches zum « kryoeutrophen » See. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 8 : 181-190.

Strenzke (K). 1950. — Systematik, Morphologie, und Ökologie der terrestrichen Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 18 : 207-414.

Strenke (K.). 1951. — Chironomiden von der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 18 : 678-91.

Strenzke (K.). 1959 (1960). — Revision der Gattung *Chironomus* Meig. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten. *Arch. Hydrobiol.*, 56 : 1-42.

Teal (J. M.). 1957. — Community metabolism in a temperate cold spring. *Ecol. Monogr.*, 27 : 283-302.

Thienemann (A.). 1915. — Die Chironomidenfauna der Eifelmaare. Mit Beschreibung neuer Arten von Prof. Dr. Kieffer. *Verh. naturh. Ver. preuss. Rheinl.*, 72 : 1-58.

Thienemann (A.). 1920. — Biologische Seetypen und die Gründung einer hydrobiologischen Anstalt am Bodensee. *Arch. Hydrobiol.*, 13 : 347-370.

Thienemann (A.). 1929. - Chironomiden Metamorphosen II. Die Sectio *Tanytarsus genuinus*. *Arch. Hydrobiol.*, 20 : 93-123.

Thienemann (A.). 1933. — Chironomiden Metamorphosen III. Zur Metamorphose der Orthocladariae (Mit ein Beitrag von O. Harnisch, Köln). *Dt. ent. Z. :* 1-38.

Thienemann (A.). 1935. — Chironomiden Metamorphosen XII. *Dt. ent. Z. :* 86-96.

Thienemann (A.). 1936. — Alpine Chironomiden (Ergebnisse von Untersuchungen in der Gegend von Garmisch-Partenkirchen, Oberbayern). *Arch. Hydrobiol.*, 30 : 167-262.

Thienemann (A.). 1939. — Chironomiden-Metamorphosen XVII. Neue Orthocladiinen-Metamorphosen. *Dt. ent. Z.*, I-IV : 1-19.

Thienemann (A.). 1941. — Lappländische Chironomiden und ihre Wohngewässer. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 17 : 1-253.

Thienemann (A.). 1942. — *Trichocladius*-Arten aus den Lunzer Seen (Chironomiden aus dem Lunzer Seengebiet V). *Arch. Hydrobiol.*, 39 : 294-315.

Thienemann (A.). 1944. — Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthocladiinen. *Arch. Hydrobiol.*, 39 : 551-664.

Thienemann (A.). 1950. — Lunzer Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 18 : 1-202.

Thienemann (A.). 1950 a. — Verbreitungsgeschichte der Süsswassertierwelt Europas. Versuch einer historischen Tiergeographie der europäischen Binnengewässer. *Die Binnengewässer*, 18, Stuttgart : 809 p.

Thienemann (A.). 1951. — *Tanytarsus* studien II : Die Subsectio *Paratanytarsus*. *Arch. Hydrobiol.*, 18 : 633-644.

Thienemann (A.). 1954. — *Chironomus*, Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. *Die Binnengewässer*, 20, Stuttgart : 834 p.

THIENEMANN (A.) et STRENZKE (K.). 1951. — Larventyp und Imaginalart bei *Chironomus* s.s. *Ent. Tidskr.*, 72 : 1-21.

THOMSON (P. E.). 1971. — Male and female heterogamety in populations of *Chironomus tentans* (Diptera : Chironomidae). *Can. Ent.*, 103 : 309-372.

THUT (R. N.). 1969. — A study of the profundal bottom fauna of lake Washington. *Ecol. Monogr.*, 39 : 79-100.

TOURENQ (J. N.). 1966. — Introduction à l'étude écologique des Chironomides de Camargue. *Annls Limnol.*, 2 (2) : 459-465.

TOWNES (H. K.). 1945. — The nearctic species of Tendipedini (Diptera, Tendipedidae, Chironomidae). *Am. Midl. Nat.*, 34 (1) : 1-206.

VAILLANT (F.). 1955. — Recherches sur la faune madicole de France, de Corse et d'Afrique du Nord. *Mem. Mus. nat. Hist. nat.* Sér. A, II : I-258.

VERNEAUX (J.). 1968. — Contribution à l'étude d'une petite rivière de plaine les Doulonnes (Jura). Référence particulière aux Diptères Chironomides. Remarques écologiques. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 4 : 29-40.

VERNEAUX (J.). 1968 a. — Contribution à l'étude des Chironomides (Diptères Nématocères) de la région de Besse-en-Chandesse (Puy-de-Dôme). *Ann. Sta. Biol. Besse-en-Chandesse*, 3 : 115-146.

WALSHE (B. M.). 1947. — On the function of haemoglobin in *Chironomus* after oxygen lack. *J. exp. Biol.*, 24 : 329-342.

WALSHE (B. M.). 1950. — The function of haemoglobin in *Chironomus plumosus* under natural conditions. *J. exp. Biol.*, 27 : 73-95.

WENE (G.). 1940. — The soil as an ecological factor in the abundance of aquatic Chironomid larvae. *Ohio J. Sci. Columbus*, 40 : 193-199.

WHITTAKER (R. H.). 1952. — A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 22 : 1-44.

WHITTAKER (R. H.) and FAIRBANKS. (C. W.). 1958. — A study of plankton Copepod communities in the Columbia basin, southeastern Washington. *Ecology*, 39 : 46-65.

WÜLKER (W.). 1956 (1959). — Zur Kenntnis der Gattung *Psectrocladius* Kieff. (Dipt. Chironom.). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 24 : 1-66.

WÜLKER (W.). 1957. — Über die Chironomiden der *Parakiefferiella* Gruppe (Diptera : Tendipedidae, Orthocladiinae). *Beitr. Ent.*, 7 : 411-429.

WÜLKER (W.). 1958. — Die Bedeutung der Chironomiden für die limnologisch-tiergeographische Charackterisierung des Hochschwarzwaldes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 805-813.

WÜLKER (W.). 1961. — Lebenszyklus und Vertikalverteilung der Chironomide (Dipt.) *Sergentia coracina* Zett in Titisee. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14 : 962-967.

WÜLKER (W.). 1961 a. — Parasitäre und nichtparasitäre geschlechtliche Aberrationen bei Chironomiden (Dipt.). *Akademische Verlagsgesellschaft Geest et Portig KG., Leipzig :* 132-139.

ZAVREL (J.). 1935. — Chironomidenfauna der Hohen Tatra. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 7 : 439-448.

ZAVREL (J.). 1936. — Tanypodinen-Larven und Puppen aus Partenkirchen. *Arch. Hydrobiol.*, 30 : 318-326.

ZAVREL (J.). 1937. — Orthocladiinen aus der Hohen Tatra. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 35 : 483-496.

ZAVREL (J.) et THIENEMANN (A.). 1921. — Die Metamorphose der Tanypinen II. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 2 : 655-784.

Achevé d'imprimer en mai 1972.

ERRATA

Page 175, ligne 36 : au lieu de « 1923 » lire « 1927 ».
Page 179, ligne 29 : au lieu de « 1968 » lire « 1966 ».
Page 180, ligne 38 : au lieu de « 4442 » lire « 442 ».
Page 187, ligne 14 : au lieu de « 1969 » lire « 1966 ».
Page 213, ligne 13 : au lieu de « 34 » lire « 3-4 ».
Page 224, ligne 6 : au lieu de « *leata* » lire « *laeta* ».
Page 224, ligne 29 et page 228, ligne 17 : au lieu de « 2 » lire « 16 ».
Page 225, ligne 1 : (*) Espèce nouvelle pour la France; (°) Espèce nouvelle pour les Pyrénées.
Page 236, ligne 18 et page 247, ligne 17 : au lieu de « 1957 » lire « 1959 ».
Page 238, ligne 12 : au lieu de « 1959 » lire « 1954 ».
Page 238, ligne 13 : au lieu de « 135 » lire « 1935 ».
Page 238, ligne 18 : au lieu de « *Cricotopus* cf *pirifer* n. sp. » lire « *Cricotopus pirifer* n. sp. » (Hirvenoja in litt.).
Page 238, ligne 31 : au lieu de « 1936 » lire « 1942 ».
Page 239, ligne 24 : au lieu de « 21 » lire « 121 ».
Page 241, ligne 19 : au lieu de « 1951 : 377 » lire « 1950b : 347 ».
Page 246, ligne 10 : au lieu de « 44 » lire « 50 ».
Page 251, ligne 41 : au lieu de « 1950 » lire « 1959 ».
Page 252, ligne 16 : au lieu de « 122 » lire « 192 ».
Page 252, ligne 36 : au lieu de « *Crytocladopelma* » lire « *Cryptocladopelma* ».
Page 254, ligne 32 : au lieu de « 428 » lire « 128 ».
Page 254, ligne 32 : au lieu de « 428 » lire « 128 ».
Page 254, ligne 42 : au lieu de « 1940 » lire « 1949 ».
Page 264, ligne 16 : au lieu de « 1966 » lire « 1967 ».
Page 271, ligne 22 : au lieu de « 6 % » lire « 6 ‰ ».
Page 281, ligne 28 : *T. bathophilus* n'a pas une répartition boréoalpine : elle est présente dans la zone profonde des lacs oligotrophes des plaines du Nord de l'Allemagne (Reiss et Fittkau 1971 : 126).
Page 281, ligne 37 : au lieu de « 1968 » lire « 1969 ».
Page 284, ligne 19 : au lieu de « 1919 : 12 » lire « 1929 : 2 ».
Page 284, ligne 24 : au lieu de « 1919 » lire « 1929 ».
Page 285, ligne 12 : au lieu de « pièces » lire « espèces ».
Page 286 : lire la ligne 20 après la ligne 26.
Page 300, ligne 35 : au lieu de « 1070 » lire « 170 ».
Page 301, ligne 21 : au lieu de « captures » lire « capture ».
Page 306, tableau VI, ligne 7 : au lieu de « 50 » lire « 33,3 » et ligne 19, au lieu de « 78,9 » lire « 71,5 ».
Page 308, ligne 4 : au lieu de « espèces » lire « pièges ».
Page 309, tableau VIII, ligne 12 : au lieu de « *Parakiemeriella* » lire « *Parakiefferiella* ».
Page 317, ligne 15 : au lieu de « retroidit » lire « refroidit ».
Page 320, ligne 3 : au lieu de « 1968 » lire « 1969 ».
Page 326, tableau XIII : Sex ratio, *Ps. sordidellus* 11-13,5 m au lieu de « 0,98 » lire « 0,88 ».
Page 329, ligne 32 : au lieu de « la plus forte densité d'émergences » lire la « quasi-totalité des émergences ».
Page 331, ligne 27 : au lieu de « XIII » lire « XII ».
Page 332, ligne 2 : au lieu de « d'émergences » lire « d'émergence ».